Ernst Mayr Library
Museum of Comparative Zoology
Harvard University

Moll.
QL
430.2
.G93
1909

20901

HARVARD UNIVERSITY

VE RI TAS

LIBRARY
OF THE
DEPARTMENT OF MOLLUSKS
IN THE
MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY

Gift of:

Dept. of Mollusks

ÉRIE A. N° 557

N° D'ORDRE
1282

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. JOSEPH GUÉRIN

PRÉPARATEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1re **THÈSE**. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES SYSTÈMES CUTANÉ, MUSCULAIRE ET NERVEUX DE L'APPAREIL TENTACULAIRE DES CÉPHALOPODES.

2me **THÈSE**. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 10 Janvier 1908, devant la Commission d'examen

MM. E. HAUG : *Président.*
MATRUCHOT, PRUVOT } *Examinateurs.*

FONTENAY-AUX-ROSES

IMPRIMERIE LOUIS BELLENAND

14 16, ROUTE DE BIÈVRES, 14-16

1908

2175
23

SÉRIE A. N° 557

N° D'ORDRE
1282

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. JOSEPH GUÉRIN

PRÉPARATEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1re **THÈSE**. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES SYSTÈMES CUTANÉ, MUSCULAIRE ET NERVEUX DE L'APPAREIL TENTACULAIRE DES CÉPHALOPODES.

2me **THÈSE**. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 10 Janvier 1908, devant la Commission d'examen

MM. E. HAUG : *Président.*
MATRUCHOT, PRUVOT } *Examinateurs.*

FONTENAY-AUX-ROSES

IMPRIMERIE LOUIS BELLENAND

14-16, ROUTE DE BIÈVRES, 14-16

1908

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen	P. Appell, *Professeur*	Mécanique rationnelle.
Doyen honoraire	G. Darboux —	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires	L. Troost.	
	Ch. Wolf.	
	Riban.	
Professeurs	Lippmann	Physique.
	Bouty	Physique
	Boussinesq	Physique mathém. et Calcul des probabilités.
	Picard	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. Poincaré	Astronomie mathém. et Mécanique céleste.
	Y Delage	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	G. Bonnier	Botanique,
	Dastre	Physiologie.
	Ditte	Chimie.
	Giard	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	Kœnigs	Mécanique physique et expérimentale.
	Vélain	Géographie physique.
	Goursat	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	Chatin	Histologie.
	Pellat	Physique.
	Haller	Chimie organique.
	Joannis	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	Janet	Physique — —
	Wallerant	Minéralogie.
	Andoyer	Astronomie physique.
	Painlevé	Mathématiques générales.
	Haug	Géologie.
	Tannery	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	Raffy	Application de l'Analyse à la Géométrie.
	Houssay	Zoologie.
	H. Le Chatelier	Chimie.
	N.	Chimie biologique.
	N.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	N.	Physique.
Professeurs-adjoints.	Puiseux	Mécanique et Astronomie.
	Leduc	Physique.
	Hadamard	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	Matruchot	Botanique.
	Michel	Minéralogie.
	Daguillon	Botanique.
	Bouveault	Chimie organique.
	Borel	Théorie des fonctions.
	Pruvot	Zoologie.
	Caullery	Évolution des êtres organisés.
Secrétaire	A. Guillet.	

A Monsieur le Docteur L. JOUBIN

CHEVALIER DE LA LÉGION D'HONNEUR

PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

A Monsieur le Docteur O. DUBOSCQ

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En témoignage d'affectueuse

reconnaissance.

J. G.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome VIII, p. 1 à 178, pl. I à IV
15 janvier 1908

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES SYSTÈMES CUTANÉ, MUSCULAIRE ET NERVEUX DE L'APPAREIL TENTACULAIRE DES CÉPHALOPODES

PAR
JOSEPH GUÉRIN
Préparateur au Muséum d'Histoire naturelle.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 2
ÉTUDE ANATOMIQUE ET HISTOLOGIQUE DU SYSTÈME PÉDIEUX DES CÉPHALOPODES 3
Ch. I. — Historique 3
Ch. II. — A. *Technique* 16
B. *Disposition d'ensemble du système pédieux* 18
Ch. III. — *Anatomie et histologie du système cutané* 21
I. Structure et composition de l'épiderme (p. 21). — 1° Epiderme des Octopodes (p. 22). *a*, Epithélium fondamental (p. 22). *b*, Modification de l'épithélium au niveau de la ventouse (p. 24); — 2° Epiderme des Décapodes (p. 27). *A*, Bras sessiles (p. 27). *a*, Epithélium fondamental (p. 27). *b*, Modifications dans la région du pédoncule et de la ventouse (p. 29). *B*, Bras tentaculaires (p. 30)
II. — Structure et composition du derme (p. 32). Tissu conjonctif 32
Ch. IV. — *Le système musculaire* 37
I. — Système musculaire de l'appareil pédieux chez les Octopodes (p. 37). — 1° Musculature intrinsèque du bras (p. 38). — 2° Musculature intrinsèque de la ventouse (p. 48). — 3° Muscles extrinsèques au bras et à la ventouse (p. 52). — 4° Musculature interbrachiale (p. 64). — 5° Physiologie et mode de fonctionnement des différentes parties de l'appareil pédieux des Octopodes (p. 71).
II. — Système musculaire de l'appareil pédieux chez les Décapodes : (p 81). — 1° Musculature intrinsèque du bras (p. 81). — 2° Musculature intrinsèque de la ventouse (p. 89). — 3° Musculature extrinsèque au bras et à la ventouse (p. 99). — 4° Musculature interbrachiale (p. 105). — 5° Musculature des lames marginales (p. 109). — 6° Physiologie et mode de fonctionnement des différentes parties de l'appareil pédieux des Décapodes (p. 110).
Ch. V. — *Le système nerveux* 115
I. — Tissu conjonctif périnerveux (p. 116).
II. — Système nerveux tentaculaire (p. 118). — 1° Octopodes (p. 118). *a*, système nerveux axial (p. 118). *b*, Connexion des différents éléments nerveux (p. 123). — 2° Décapodes (p. 136).
Ch. VI. — *Etude comparée des ventouses dans les deux groupes de céphalopodes dibranchiaux.* 146
Ch. VII. — *Contribution à l'étude du développement de la musculature brachiale des céphalopodes* 149
RÉSULTATS GÉNÉRAUX ET CONCLUSIONS 158
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 168
EXPLICATION DES PLANCHES 176

INTRODUCTION

Lorsque, au début de mes recherches sur les Céphalopodes, j'entrepris d'étudier les rapports de la musculature du bras avec celle de la ventouse, je ne me doutais pas que la mise au point de cette simple question m'entraînerait à un travail d'ensemble sur le système pédieux de ces animaux.

Au cours des recherches bibliographiques sur ce sujet, on est vite frappé des lacunes considérables qui existent encore dans nos connaissances, et du peu de précision apportée dans toutes les recherches antérieures qui ne portent, pour la plupart, que sur des points très particuliers du système pédieux. Ces erreurs et ces omissions, sont dues le plus souvent à l'insuffisance des procédés d'observation, et les méthodes actuelles de l'histologie et de l'histochimie nous permettent de les éviter aujourd'hui avec plus de sûreté qu'il y a même vingt-cinq ans. Il me parut donc tout indiqué de compléter anatomiquement et histologiquement le travail commencé, en utilisant toutes les ressources dont je pouvais disposer, car il est très difficile, lorsqu'on veut étudier ces Mollusques, de se procurer toujours le matériel désirable.

Les recherches les plus précises ont porté naturellement sur les Céphalopodes des côtes de France, l'*Octopus vulgaris* Lamarck, l'*Eledone moschata* (Lamark); Leach, le *Loligo media* Linné, le *Sepiola Rondeletti* Leach. Mais pour être complet dans la mesure du possible, j'ai eu à m'adresser aussi fréquemment à des types plus rares : *Argonauta argo* Linné, *Tremoc topus carena* Vérany, *Alloposus mollis* Verill, *Rossia macrosoma* Delle Chiaje, *Leachia cyclura* Lesueur. J'espère avoir ainsi pu apporter des notions plus précises et mieux définies pour la connaissance de cet appareil dont la complexité dépasse ce qu'on soupçonnait.

L'aide et les conseils ne m'ont pas fait défaut au cours

de la constitution de ce travail, et je tiens à remercier ici tous ceux qui ont contribué à son élaboration, tant par les conseils qu'ils m'ont donnés que par les services matériels qu'ils m'ont rendus.

M. le Professeur L. Joubin n'a cessé de me prodiguer les témoignages de l'intérêt affectueux qu'il m'a toujours porté. C'est à lui que je dois d'avoir facilité mes premiers travaux scientifiques, c'est à la limpidité de son enseignement que je dois d'avoir acquis, pour l'étude des sciences, le goût nécessaire à les cultiver. Je tiens à lui adresser ici l'expression de ma reconnaissance affectueuse.

M. O. Duboscq, professeur à l'Université de Montpellier, a été mon maître en histologie. C'est lui qui m'a initié à la connaissance des meilleures méthodes techniques . Je le prie d'accepter ici l'hommage sincère de ma profonde gratitude.

Je tiens encore à remercier M. Y. Delage, professeur à la Faculté des Sciences de Paris et Directeur du Laboratoire de Roscoff, qui a bien voulu m'autoriser à travailler à son laboratoire, l'année où j'ai commencé ce travail ; à M. Joyeux-Laffuie, professeur à l'Université de Caen, qui m'a offert, trois saisons consécutives, les ressources si avantageuses du Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer ; à MM. G. Pruvot et E.-G. Racovitza, directeurs des *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, qui ont bien voulu publier ce travail dans leur périodique ; à M. J. Richard, directeur du Musée Océanographique de Monaco, et à M. Viguier, professeur à l'Ecole des Sciences d'Alger, qui m'ont adressé le matériel rare qui m'était nécessaire pour faire les comparaisons auxquelles me conduisaient l'étude bibliographique des travaux antérieurs et mes observations personnelles. Enfin, je me fais un plaisir de remercier MM. de Nussac et Vautier, bibliothécaires au Muséum, pour la complaisance avec laquelle ils ont facilité mes recherches bibliographiques.

ETUDE ANATOMIQUE ET HISTOLOGIQUE DU SYSTEME PEDIEUX DES CEPHALOPODES

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

La valeur morphologique de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes ne laisse plus aucun doute, quant à son équivalence au système pédieux des autres Mollusques, depuis le travail très clair de Pelseneer (1888), dont les conclusions s'accordent avec celles de Ray Lankester et d'Huxley (1853), mais qui est en contradiction avec les opinions émises antérieurement par Loven (1848), Grenacher (1874), von Ihering (1877), Blacke (1879) et Grobben (1886). — Nous ne nous occuperons donc pas, dans l'énumération des travaux dont l'ensemble constitue l'historique qui va suivre, des mémoires des auteurs précités, renvoyant au travail de Pelseneer (1888) pour l'étude critique des considérations qu'ils contiennent.

Les travaux les plus anciens dans lesquels on trouve quelques indications relatives au système pédieux des Céphalopodes sont ceux d'Aristote, d'Aldrovandi (1606), de Swammerdam (1738), de Needham (1747), qui contient un essai de description des Calmars et de leur système pédieux en particulier, de Schneider (1784) qui donna une description relativement juste de l'anatomie de *Sepia officinalis* Lin., de Monro (1785) qui décrivit son *Sepia loligo* = *Todarodes sagittatus* (Lam.) Steenstrup, de Tilesius (1800 et 1800 *a*) qui publia presque simultanément deux mémoires sur les Céphalopodes. Tous ces travaux ne contiennent, relativement au système pédieux, que des considérations générales relatives à sa disposition extérieure.

Il faut arriver à Cuvier (1817) et (1817 *a*) pour rencontrer le premier mémoire documenté sur le système pédienx du Poulpe commun (*Octopus vulgaris* Lam.) On y trouve la description extérieure de l'appareil pédieux, celle de la peau, et des considérations qu'il est important de noter en ce qui concerne le systéme musculaire. C'est ainsi que Cuvier décrit la disposition générale de la musculature intrinsèque du bras et de l'appareil pédieux dans son ensemble, constate la présence du nerf brachial et de l'artère qui lui est parallèle, donne un aperçu de la complexité de la musculature interbrachiale, de l'anatomie de la ventouse, et de la musculature complexe qui la réunit à la musculature du bras. Enfin, les rapports de ces différents muscles avec la musculature du corps de l'animal y sont indiqués avec une certaine précision. Le mémoire de Cuvier contient également quelques considérations sur la vascularisation du bras, les renflements ganglionnaires des nerfs brachiaux et leurs anastomoses. On y trouve enfin les mêmes données, mais très concises, au sujet de la Seiche (*Sepia officinalis* Lin.) et encore plus concises au sujet des Calmars et des Sépioles. Malgré les erreurs contenues dans ce travail et les omissions que l'on y constate, on ne peut s'empêcher d'en remarquer la valeur, étant donné la nature des procédés d'investigation dont l'auteur disposait à cette époque. Cuvier nous a d'ailleurs ainsi laissé le seul travail d'ensemble qui ait été fait sur l'*Octopus vulgaris* cependant si commun sur toutes nos côtes.

Puis Delle Chiaje (1825) (1), dans un mémoire dont les considérations relatives à ce travail furent à peine modifiées dans des travaux postérieurs (1832, 1836, 1841), donna une

(1) La date véritable que porte l'ouvrage dont il est question ici est 1829 ; mais les observations relatives aux Céphalopodes qui y sont consginées datent de 1825, ainsi du reste que cela est indiqué par Vérany et Vogt (1852), dans leur travail sur les Hectocotyles. La publication de l'important travail de Delle Chiaje a commencé en 1823 et ne s'est terminée qu'en 1829, ainsi que l'atteste son travail de 1836 (*Elenco delle opere pubblicate da S. delle Chiaje*) (note vraisemblablement publiée par l'éditeur). Bien que cette considération n'ait pas une très grande importance il était nécessaire de la faire remarquer, dans le but de respecter rigoureusement l'ordre chronologique.

description de la peau et de ses particularités, de la musculature de l'appareil tentaculaire des Poulpes, Seiches et Calmars avec l'innervation et la vascularisation. Mais la description de l'anatomie du bras et de la ventouse est d'autant plus obscure que l'absence de figures cependant nécessaires ne facilite guère la compréhension du texte. Cet important travail ne contient même pas toujours des vues générales exactes : ce qu'il est possible d'observer macroscopiquement du système vasculaire et du système nerveux tentaculaire y est représenté, en ce qui concerne certains Céphalopodes (*Octopus macropus* Risso, *Loligo vulgaris* Lam., *Sepia officinalis* Lin.) par des figures dont l'interprétation est en contradiction complète avec ce que Cuvier (1817) décrivait avec une exactitude que Chéron (1866) releva beaucoup plus tard.

De Blainville (1826, 1827) qui avait déjà donné (1819-1823) quelques considérations sur l'anatomie de la Seiche et des Calmars, ne contribua guère à augmenter l'ensemble des connaissances alors acquises dans les notes plus étendues qu'il publia sur le Poulpe et la Seiche à ces deux époques.

Il en fut de même de Poli (1826) qui donna cependant, avec de belles figures, une anatomie générale de l'*Argonauta argo* Linné, et en particulier la disposition des muscles de la tête et de la base du système pédieux, ainsi que l'innervation générale et la vascularisation des bras.

Grant (1827) donne au sujet de l'appareil pédieux d'*Octopus ventricosus* Grant une description anatomique qui confirme les observations de Cuvier (1817) sur *Octopus vulgaris* Lam.. Puis Brandt et Ratzeburg (1833) publièrent l'anatomie de *Sepia officinalis* Lin. et de *Sepia elegans* Blainville. Les auteurs ont donné de ce dernier animal une description intéressante du système pédieux, et principalement de la musculature ; mais cette description est incomplète, peu précise, et erronée sur bien des points. On y trouve quelques indications originales, mais peu importantes et grossièrement figurées, sur les bras et les ventouses.

La même année, GRANT (1833) (1) décrivit dans son ensemble l'anatomie de *Sepiola vulgaris* Leach. = *Sepiola Rondeletti* Leach. L'aperçu qu'il donne du système pédieux dont il a reconnu la structure principalement musculaire et l'innervation ne contient aucun renseignement anatomique important.

GARNER (1834) apporte à cette époque quelques documents précis à l'histoire du système nerveux des Mollusques, mais ce qu'il dit à l'égard du système pédieux ne contient aucune donnée nouvelle. C'est alors que, pendant que FÉRUSSAC et d'ORBIGNY (1835-1848) publiaient leur remarquable travail sur les Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles, qui contient des considérations comparées sur la disposition extérieure du système tentaculaire, parurent une série de travaux, parmi lesquels il faut citer ceux d'OWEN (1835-1843), de LICHTENSTEIN (1836), de DELLE CHIAJE (1836-1841), de Van BENEDEN (1838), de KÖLLIKER (1844, 1845), de LEBERT et ROBIN (1846).

R. OWEN (1835) et plus tard (1843), ne fit que résumer ce que l'on savait à cette époque sur l'organisation des Céphalopodes. Le travail de LICHTENSTEIN (1836) n'apporte rien qui soit digne d'être retenu, de même que DELLE CHIAJE (1836-1841) qui, à cet égard du moins, n'ajouta rien de bien saillant à l'exposé de ces travaux antérieurs.

Van BENEDEN (1838) étudie l'Argonaute, et les considérations qu'il expose sur l'anatomie du système nerveux tentaculaire renferment des vues originales sur lesquelles nous reviendrons au cours de ce travail. L'axe nerveux de chaque bras y est considéré comme double, l'un possédant sur tout son trajet longitudinal des renflements ganglionnaires, l'autre cylindrique, parallèle au premier et dépourvu de tout renflement. Il considère le premier comme un nerf sensitif, le second comme un nerf moteur. Ces importantes conclusions, basées sur des faits d'observation qui ne sont pas indemnes

(1) Le travail de GRANT, qui est bien de 1833, est compris dans le volume I des *Transactions of the Zoological Society of London* daté de 1835.

de toute critique, sont les premières qui aient été formulées dans un sens susceptible de montrer que le système nerveux brachial des Céphalopodes était hautement différencié et plus qu'un simple nerf. Elles n'en contiennent pas moins des inexactitudes qui seront mises plus tard en évidence.

Kölliker (**1844**), apporte une contribution fort intéressante à la connaissance du développement des Céphalopodes. Ses observations ont surtout porté sur *Sepia officinalis* et *Loligo sagittata* = *Todarodes sagittatus* (Lamarck) Steenstrup, mais contiennent aussi quelques considérations sur *Argonauta argo* et *Tremoctopus violaceus* delle Chiaje. Le travail de cet auteur est essentiellement embryologique et contient, quant aux données nous intéressant particulièrement, quelques points relatifs au développement de la peau et de ses annexes, des fibres musculaires, du cartilage, des nerfs et du tissu conjonctif.

Le travail de Lebert et Robin (**1846**) n'apporte guère que des observations d'ordre plus particulièrement histologique, et qui trouveront mieux leur place dans les différents chapitres de ce travail. Les observations relatives aux Céphalopodes n'y sont du reste que peu nombreuses et n'ont trait qu'au sang et à la nature du cartilage, des fibres musculaires et de leur tissu interstitiel, à celle des éléments nerveux ; la partie la plus étendue, qui comprend l'étude de la vascularisation de la Seiche, n'apporte aucun détail sur la vascularisation du système tentaculaire.

De Siebold et Stannius (**1849**) relatent la présence de cartilages brachiaux chez *Sepia officinalis*, décrivent la peau et donnent quelques renseignements sur la nature des chromatophores, sur la complexité musculaire du bras, de la ventouse et de la membrane interbrachiale, la disposition macroscopique des nerfs et des vaisseaux du bras. En ce qui concerne le système nerveux du bras, les auteurs partagent les vues de Van Beneden (**1838**), du moins sous le rapport anatomique.

Les généralités qui constituent la préface du travail de

Vérany (1851) ne comprennent que l'indication des particularités extérieures du système pédieux nécessaires à l'intelligence de tout travail systématique.

Hancock (1852) décrit la disposition d'ensemble du système nerveux tentaculaire du *Todarodes sagittatus* = *Ommastrephes todarus* delle Chiaje, sans aucun détail relatif à son histologie ou à son fonctionnement.

Müller (1853), dans un travail relativement étendu sur l'anatomie des Céphalopodes, décrit la peau et ses différentes couches avec quelque détail et assez d'exactitude, et donne l'histologie du système nerveux, de la fibre musculaire et de sa structure hétérogène. Ces données sont d'ailleurs extrêmement résumées.

Leydig (1854) étudie quelques points de l'histologie des Céphalopodes appartenant aux genres *Sepiola* et *Loligo*, et plus particulièrement le tissu conjonctif et le tissu musculaire. Il compare le premier au tissu conjonctif des vertébrés et va même jusqu'à y trouver des fibres élastiques. Comme Müller (1853), il constate l'hétérogénéité de la structure de la fibre musculaire. A propos du système circulatoire, il confirme les conclusions que Milne-Edwards et Valenciennes (1845), Kölliker (1844), von Hessling (1851) et H. Müller (1853) ont déjà formulées avant lui, c'est-à-dire la présence des capillaires dans le corps des Céphalopodes, après constatation de ces vaisseaux dans les muscles, les testicules, l'œil et les téguments. L'auteur y étudie la structure des artères qu'il compare et juge analogues à celle des vertébrés supérieurs sans y constater toutefois la présence d'un endothélium.

Kölliker (1858), étudie les formations cuticulaires de la ventouse; les observations de cet auteur, faites sur des espèces d'*Octopus* et de *Sepia* non spécifiées, sur le *Todarodes sagitatus* = *Loligo todarus* delle Chiaje et sur l'*Ancistroteuthis Lichtensteini* (Férussac) Gray = *Onychoteuthis Lichtensteini* Férussac, l'autorisent à conclure que ces formations appartiennent à la catégorie des sécrétions cellulaires. Etudiant

la structure fine de l'anneau corné de la ventouse des Décapodes, principalement celui des *Sepia* il conclut à la présence des striations délimitant des prismes de substance cornée correspondant à chaque cellule épithéliale ; chacun de ces prismes possède lui-même une striation plus fine que l'auteur considère comme due à la présence de canalicules traversant la cuticule de part en part.

Margo (**1860**) partageant la théorie du *sarcous element* de Bowmann, étudie la structure de la fibre musculaire des Céphalopodes et constate la présence d'une substance corticale et d'une substance médullaire dans les fibres du manteau et dans celles des bras. Il n'accepte pas ce que Leydig (**1854**) disait au sujet de la substance corticale et la considère comme striée et non homogène. L'étude du développement de la fibre mscuulaire dans le bras lui fait conclure à la formation des fibres musculaires par juxtaposition de « sarcoplastes », antérieurement isolés dans le mésoderme. Il croit avoir observé entre ces éléments de fines fibres élastiques.

Keferstein (**1866**) (1) donne l'anatomie du bras à propos de *Nautilus pompilius* Lin., et en figure la coupe transversale, qui indique la situation des faisceaux musculaires longitudinaux et transversaux, de l'axe nerveux et des vaisseaux du bras. Le bras des Céphalopodes dibranchiaux n'y est pas considéré comme essentiellement différent. La nature essentiellement musculaire des ventouses et leur anatomie élémentaire y sont indiquées relativement à l'*Architeuthis dux* Steenstrup, dont les ventouses ont une forme si particulière. La disposition du système nerveux n'y est mentionnée que d'après les travaux de Cuvier (**1817**) et de Hancock (**1852**).

Chéron (**1866**), étudie le système nerveux des quatre Céphalopodes les plus communs des côtes de France : *Eledone moschata*, *Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris* Lam.

(1) Voir à l'index Bronn et Keferstein.

Confirmant les conclusions générales du travail de Cuvier (1817), il décrit avec précision la disposition du système nerveux et met en évidence les différences qui existent entre les Octopodes et les Décapodes, plus particulièrement en ce qui concerne la disposition des nerfs brachiaux à leur base, et les ganglions de chacun de ces nerfs, qui sont échelonnés, chez les Octopodes, le long de l'axe nerveux. Entre autres faits remarquables, il signale une singulière inconstance dans la disposition des nerfs intrabrachiaux de l'Eledone, et la constance de ces mêmes nerfs chez le Poulpe. Au point de vue histologique, il n'a pas vu exactement les rapports des éléments nerveux : on est surpris en particulier, de voir l'auteur signaler des noyaux libres, et d'avoir confondu avec une couche de cellules multipolaires et de fibres nerveuses, ce qui n'est que la gaîne de tissu conjonctif périnerveux. Il convient toutefois de remarquer que Chéron a constaté la présence de tubes nerveux et de cellules unipolaires et multipolaires, mais que cette constatation n'a été, dans l'esprit même de l'auteur, que partiellement exacte, en raison même de la confusion précédemment indiquée au sujet de la gaîne conjonctive de l'axe nerveux du bras.

Pelvet (1867), contrairement à Van Beneden (1838), mais d'accord avec Chéron (1866), du moins en ce qui concerne le Poulpe, considère, après simple dissection, le nerf brachial comme simple. Les expériences physiologiques faites par l'auteur lui prouvent que le bras possède un centre nerveux et que la section de l'axe nerveux de chaque bras au-dessus et au-dessous de l'anastomose n'influence en rien les mouvements du bras isolé.

Owsjannikow et Kowalewsky (1867) qui sont très brefs sur l'innervation des tentacules des Céphalopodes, partagent les idées de Chéron (1866), quant à la disposition des ganglions de l'axe nerveux du bras des Octopodes, et commettent la même erreur que lui au sujet de la couche de tissu conjonctif enveloppante de l'axe nerveux.

Puis vient le travail de TRINCHESE (1868) (1), et celui de BOLL (1869) sur l'histologie des Mollusques, qui représente ce qui a été publié de plus complet jusqu'alors, sur l'anatomie fine de ces animaux. Le tissu conjonctif y est considéré comme semblable à celui des vertébrés supérieurs, et il n'y est pas question de tissu élastique. BOLL constate que les lacunes du tissu conjonctif communiquent avec les capillaires ; il observe, en outre, la ramification des cellules nerveuses, l'absence de membrane à leur périphérie, la fibrillation de leur cytoplasme, la dimension considérable de leur noyau, mais ne parle pas des rapports de ces éléments. Il a également pu suivre quelques ramifications nerveuses à travers les diverses couches de la peau. Toutes les particularités mentionnées au sujet de la musculature, récemment revues et critiquées, du moins partiellement, par MARCEAU (1905), n'intéressent pas la musculature de l'appareil pédieux. Relativement à la peau, il mentionne la présence d'un épithélium et de ses glandes, d'un tissu conjonctif dermique dans lequel sont disséminés les muscles et les organes tels qu'iridocystes et chromatophores.

KELLER (1874) reprend exclusivement la description de la peau et de ses différentes couches. Indépendamment des considérations relatives aux organes colorés, ce travail n'ajoute rien aux conclusions posées antérieurement par BOLL (1869).

COLASANTI (1876) étudie anatomiquement et physiologiquement le bras de l'*Eledone moschata*, et en particulier la musculature et l'innervation. Pour la première fois, la musculature de chacune des parties du système pédieux est décrite d'une façon relativement exacte. — Assez précis lorsqu'il parle des musculatures intrinsèques du bras et de la ventouse, l'auteur n'a pas entrevu la nature des rapports musculaires et nerveux qui existent entre ces deux parties. L'innervation n'y est d'ailleurs indiquée qu'au sens purement anatomique, l'auteur ne partageant pas les idées de CHÉRON (1866) et d'OWS-

(1) Il m'a été impossible de me procurer ce travail.

JANNIKOW et KOWALEWSKY (1867), et envisageant l'axe nerveux comme un seul centre nerveux, par suite de la présence constante de cellules ganglionnaires sur la totalité de sa périphérie. Nous verrons plus tard ce qu'il faut penser de cette interprétation.

Les recherches de von IHERING (1877) ne contiennent qu'une étude de la disposition générale du système nerveux central et tentaculaire de différents Céphalopodes, sans particularités intéressant spécialement l'innervation du système pédieux.

OWEN (1880) donne une coupe du bras de *Loligopsis ocellata* Owen, sans insister sur les particularités histologiques de sa structure. Il décrit la disposition des couches du bras de l'*Enoploteuthis Cooki* Owen, et en reconnaît la nature surtout musculaire ainsi que la nature musculaire des ventouses. Il est le premier à signaler la présence d'un petit organe nerveux entre la musculature intrinsèque du bras et celle de la ventouse, mais il n'en définit pas les rapports et le considère comme un nerf. Chez *Plectoteuthis grandis* Owen, il constate que les musculatures intrinsèques du bras et de la ventouse paraissent circonscrites par un tissu qu'il appelle « aponeurotic » et qui est différent du tissu musculaire. Il reconnaît également que l'axe nerveux du bras est enveloppé par un tissu cellulaire lâche contenant des espaces veineux.

GIROD (1883) étudie la peau des Céphalopodes. Il décrit l'épiderme et ses diverses particularités (cuticule et sa striation, ramifications basilaires des cellules épithéliales), et le derme, de nature essentiellement conjonctive, et les différents organes qu'il contient.

Dans un deuxième mémoire (1884), GIROD s'occupe plus particulièrement de la structure de la ventouse chez *Octopus vulgaris* et *Sepia officinalis*. Il s'applique à montrer leur différence de conformation et leur différence de fonctionnement. Il considère ces organes comme d'origine dermique, et possédant une structure de nature élastique chez les Octopodes, musculaire chez les Décapodes, et décrit les différentes parti-

cularités de l'épithélium en ses différents points. L'aperçu qu'il donne de la musculature extrinsèque de la ventouse dans les deux groupes est peu précis et très incomplet ; l'auteur ne paraît pas s'être inquiété de l'extraordinaire complication de cette musculature.

Niemiec (**1885**), consacre aux ventouses des Céphalopodes un des chapitres les plus documentés de son travail. Il étend ses observations à *Argonauta argo* Lin., *Sepiola Rondeletti* Leach., *Sepioteuthis sepioidea* (Blainville) d'Orbigny, *Enoploteuthis Oweni* Vérany, *Onychoteuthis Lichtensteini* Férussac. L'auteur ne partage pas les opinions de Girod (**1884**), quant à la structure, l'origine, et le fonctionnement des ventouses des Octopodes ; il considère avec raison la cupule comme de nature essentiellement musculaire, en restant obscur et en omettant certains détails. La musculature extrinsèque de la ventouse, en particulier, et ses connexions avec la musculature brachiale n'ont pas été comprises.

Chez les Décapodes, l'étude des ventouses de *Sepiola Rondeletti* Leach sert de point de départ à l'étude des divergences qui existent entre les divers Décapodes, depuis ceux chez lesquels l'anneau corné présente le maximum de régularité à ceux qui sont pourvus des crochets les mieux caractérisés. L'auteur montre l'homologie des différents parties de la ventouse chez les Octopodes et les Décapodes, et les différences qu'on trouve (et qui ne sont pas aussi exagérées qu'il semble le dire) entre les ventouses des bras sessiles et celles des bras tentaculaires. Il reste obscur sur la valeur morphologique du pédoncule de la ventouse et considère avec justesse, en se basant sur des faits cependant inexacts, comme ganglion nerveux un petit organe situé dans la partie du pédoncule afférente à la cupule et placé immédiatement au-dessous de la tunique conjonctive sous-épithéliale de la ventouse. Il n'étudie les productions cornées que relativement à leur disposition externe, et leur adaptation aux fonctions variées qu'elles remplissent, faisant suivre cette étude de l'aperçu d'une adap-

tation corrélative des parties charnues. Le système nerveux des ventouses et leur vascularisation y sont étudiés d'une façon préliminaire, la description du premier comportant certaines erreurs. Ce travail contient du reste un grand nombre de considérations intéressantes sur lesquelles nous aurons à revenir.

Von Uexküll (**1893**) étudie le système nerveux brachial d'*Eledone moschata*, et partage à cet égard les vues de Colasanti (**1876**). Il apporte quelques données physiologiques nouvelles qui lui font supposer une répartition topographique bien déterminée dans les cellules nerveuses motrices qui innervent le bras et les ventouses.

Joubin (**1893**) décrit certaines particularités du bras de *Chiroteuthis Veranyi* d'Orbigny et de *Chiroteuthis Picteti* Joubin ; il décrit les vésicules argentées qu'on trouve sur les bras ventraux du premier et les ventouses si spéciales que l'on rencontre chez les deux espèces.

Von Uexküll (**1895**) continuant ses études physiologiques, constate que les nerfs brachiaux conservent presque complètement leur individualité en traversant le ganglion brachial et envisage la commissure qui réunit les nerfs brachiaux à leurs bases comme ne transmettant de bras à bras que des excitations exclusivement centripètes.

Puis Joubin (**1895** et **1895** *a*) étudie la structure des téguments d'*Alloposus mollis* Verill. Il donne un aperçu de l'anatomie de la peau dont le derme est constitué par une épaisse couche de tissu conjonctif gélatineux ; il y constate la présence de colonnes musculaires et de fibres élastiques.

Une troisième note du même auteur (**1896**), relative à l'organisation plus particulièrement externe d'*Abraliopsis Pfefferi* Joubin, contient quelques considérations anatomiques sur les quatrièmes bras de cet animal, au sujet des organes spéciaux situés à leurs extrémités. Abstraction faite de ces organes, dont le rôle est difficile à préciser, ce travail contient la mise en place des différentes parties du bras considéré.

Willem (1898), publie un travail de mise au point sur la Physiologie des Céphalopodes, dans lequel on trouve un résumé explicite et concis des considérations exposées par von Uexküll (1893-1895).

Joubin (1900) étudie l'organisation générale de la Seiche, et décrit élémentairement la structure du bras et la complexité de sa musculature. Son travail contient également quelques données sur la disposition des nerfs et des muscles dans les ventouses.

La même année (1900 *a*), il complète ses observations sur *Alloposus mollis* Verill en mentionnant la disposition spéciale de la musculature radiaire du bras et la position des nerfs et des vaisseaux qui la pénètrent. Il décrit la constitution musculaire de la ventouse et sa situation indépendante au sein de la masse gélatineuse qui caractérise si nettement cet animal. Le même travail contient une description anatomique du bras de *Grimalditeuthis Richardi* Joubin, relatant en particulier la présence de chromatophores profondément situés autour de la cavité centrale du bras.

CHAPITRE II

A. — TECHNIQUE

En dehors des dissections, qui ont été d'une grande utilité pour la mise au point de ce travail, il a été nécessaire d'étudier des matériaux débités en coupes sériées, les dissections ne pouvant suffire à l'étude des organes très petits.

Tous les matériaux ont été traités, soit par le liquide de Flemming, soit par le liquide de Bouin, soit par la liqueur chloroformée de Carnoy. La technique à suivre quant au temps de fixation dans ces liquides est assez délicate, non en raison de la fixation même, qui s'effectue très bien et très facilement dans les liquides considérés, mais en raison du durcissement considérable ainsi provoqué. Le système pédieux

des Céphalopodes est en effet très riche en tissu conjonctif et en tissu musculaire. Naturellement durs, ces tissus durcissent encore plus sous l'action des fixateurs et la minéralisation résultante entraîne de telles difficultés dans la confection des coupes qu'il est nécessaire de concilier, en la réduisant au minimum, la durée du temps de fixation, avec la possibilité de ne pas détériorer les coupes par le rasoir. Il faut encore ajouter que ce durcissement s'exagère par les alcools et la chaleur qu'implique inévitablement la pénétration par la paraffine.

On obtient de bons résultats en ne dépassant pas douze heures de fixation dans les liquides de Flemming et de Bouin, à condition de n'opérer que sur de petits fragments d'organes, surtout avec le premier liquide. La liqueur de Carnoy ne doit être employée que pendant une heure au maximum. C'est aux deux premiers liquides que je me suis le plus souvent adressé.

La pénétration par la paraffine est difficultueuse, toujours longue, surtout si l'on emploie comme dissolvant de la paraffine à 42°, un liquide aussi peu volatil que l'essence de cèdre. Il a été nécessaire de faire souvent cette pénétration par le chloroforme et d'inclure par le vide. Les inclusions définitives ont toujours été faites, pendant deux minutes dans une paraffine dont le point de fusion variait de 55 à 60° suivant la température ambiante.

Les coupes de 3 à 10 μ d'épaisseur ont été colorées par des procédés divers dont les principaux sont les suivants : après la fixation par le liquide de Flemming, j'ai obtenu d'excellents résultats par les combinaisons : rouge Magenta, picrocarmin d'indigo; safranine, picrocarmin d'indigo ou safranine, Lichtgrün.

Après la fixation par le liquide de Bouin, la méthode à l'hématoxyline terrique de Heidenhain, ou d'une teinture à l'hématoxyline quelconque avec des colorants plasmatiques variés, tels que la picrofuschine acide, l'éosine, l'orange, m'a donné d'excellents résultats, ainsi que la méthode au car-

min chlorhydrique de Mayer et au picrocarmin d'indigo en solution étendue.

Les questions spéciales, recherches de glandes à mucus, étude du système nerveux, ont nécessité l'emploi de méthodes spéciales qui seront indiquées en temps utile.

Certains matériaux rares, tels que les Céphalopodes pélagiques ou non régionaux n'ont pu être traités que tels qu'ils se trouvent dans les diverses collections (Muséum d'Histoire naturelle, Musée océanographique de Monaco) où il a été nécessaire de les prélever, c'est-à-dire sans qu'ils aient subi d'autre fixation que l'immersion dans l'alcool ou le formol. Dans ces cas, les détails d'anatomie fine sont naturellement entachés d'omission.

Les dissociations ont été utilisées dans l'étude histologique de quelques éléments (tissus conjonctif, épithélial, ou musculaire).

Maniées avec toutes les précautions nécessaires, ces diverses méthodes ont pu me donner beaucoup de préparations très satisfaisantes et leur analyse détaillée m'a permis de vérifier les erreurs nombreuses, et de mentionner les omissions que l'on relève dans la littérature scientifique.

B. — DISPOSITION D'ENSEMBLE DU SYSTÈME PÉDIEUX

L'étude anatomique du système pédieux des Céphalopodes confirme l'opinion universellement adoptée que ces animaux possèdent une organisation hautement différenciée.

L'étude des bras d'un certain nombre d'Octopodes montre que la disposition de leurs différentes parties constitutives y est très homogène, plus homogène même que chez les Décapodes. Il est donc beaucoup plus facile que dans ce dernier groupe de se borner à l'étude d'un seul type. C'est à l'*Octopus vulgaris* Lam., très commun sur les côtes de France, qu'il était tout indiqué de s'adresser, son abondance permettant de pourvoir facilement aux exigences d'une histologie

minutieuse que de nombreux matériaux permettent seuls d'aborder.

Une exposition claire et précise des faits anatomiques qui constituent la première partie de ce travail ne saurait se concevoir sans la connaissance élémentaire de la disposition de l'appareil pédieux. Il est donc nécessaire de donner ici quelques généralités.

Les descriptions extérieures de l'appareil pédieux de l'*Octopus vulgaris* sont trop abondantes pour qu'il soit nécessaire d'entrer ici dans les détails d'une description nouvelle. Nous nous bornerons à rappeler que cet appareil se compose de huit bras symétriques deux à deux par rapport au plan sagittal de l'animal, et dont l'ordre de grandeur est représenté conventionnellement par la formule 3, 2, 4, 1, 3 étant le plus long (1). Ces bras sont recouverts du côté interne, par des ventouses morphologiquement disposées sur deux rangées, les ventouses de l'une alternant avec les ventouses de l'autre, sauf à la base des bras où il n'existe qu'une seule rangée apparente. Les ventouses 13, 14, et 15, comptées à partir de la base des bras 2 et souvent 3, sont beaucoup plus grosses que les autres sur l'animal adulte.

Les bras sont réunis par une membrane interbrachiale, très développée, et tout cet ensemble est disposé autour du bulbe buccal, lui formant ainsi une enveloppe épaisse, surtout musculaire dans ses parties profondes, et sur l'anatomie de laquelle nous reviendrons dans le cours de ce travail.

Nous laisserons de côté toutes les autres particularités que cet appareil peut montrer extérieurement, et nous renvoyons aux excellentes descriptions qu'en ont données Férussac et d'Orbigny (**1835-1848**, p. 28 et s.), Vérany (**1851**, p. 16 tav. 8), Jatta (**1896**, p. 213 et s.), et beaucoup d'autres.

On aura une idée très suffisante de l'anatomie du bras en examinant dans son ensemble une coupe transversale de cet

(1) En teuthologie, on numérote conventionnellement les bras en allant du côté dorsal au côté ventral, d'un côté ou de l'autre de l'animal ; 1 est le bras dorsal, 4 le bras ventral.

organe. Chacun d'eux comporte, au centre, un axe nerveux *n* (fig. 1) enveloppé d'une gaîne de tissu conjonctif lâche *c*. Cet ensemble est complètement entouré par la musculature du bras *m*, limitée à la périphérie par une membrane conjonctive résistante *c'*; les ventouses *v*, situées à la face interne du bras, sont réunies à la musculature intrinsèque de ce dernier par une musculature extrinsèque très complexe *m'*. Enfin tout cet ensemble est recouvert par la peau *p*, dans laquelle un examen attentif permet de distinguer différentes zones.

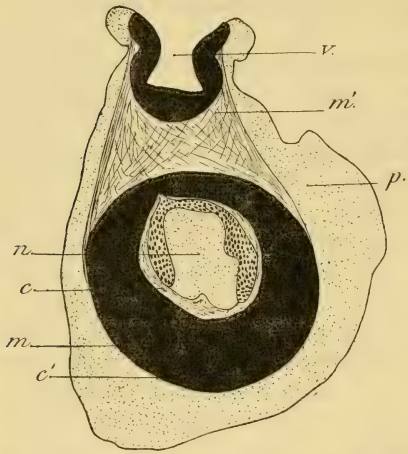


FIG. 1. Disposition schématique d'ensemble de la coupe d'un bras d'Octopode. × 27.
n, axe nerveux ; *c*, tissu conjonctif périnerveux ; *m*, musculature intrinsèque du bras ; *c'*, gaîne conjonctive de la musculature intrinsèque ; *v*, ventouse ; *m'*, musculature extrinsèque acétabulo-brachiale ; *p*, peau.

***

L'appareil pédieux des Céphalopodes comporte donc :

1° La peau et ses différentes couches et modifications ;

2° Un système musculaire complexe et puissant ;

3° Un système nerveux isolé, du moins quant à ses parties principales, du système précédent par une gaîne conjonctive.

Nous allons étudier successivement chacun de ces systèmes, en laissant de côté le système vasculaire, connu dans ses grandes lignes et dont la disposition d'ensemble se retrouvera dans les travaux de CUVIER (1817), POLI (1826), DELLE CHIAJE (1829), etc., etc.

CHAPITRE III

ANATOMIE ET HISTOLOGIE DU SYSTÈME CUTANÉ

La peau des Céphalopodes a déjà été l'objet de recherches importantes. Les auteurs qui s'en sont occupé la reconnaissent composée de différentes couches, comprenant au rang d'assises différentes la région des chromatophores et celle des iridocystes. Embryogéniquement, la peau ne se compose que de deux couches :

1° L'épiderme ;

2° Le derme, comprenant un tissu conjonctif fondamental au sein duquel sont disséminés des tissus ou organes *tous d'origine mésodermique*, muscles, vaisseaux, chromatophores, iridocystes.

Cette division en deux couches seulement est beaucoup plus rationnelle que les divisions mentionnées par Wagner (1841), Müller (1853), Keferstein (1866), Keller (1874), Girod (1883). En effet, les chromatophores et les iridocystes ne sont pas toujours répartis en couches bien délimitées dans l'épaisseur du tégument et les Céphalopodes chez lesquels on trouve des chromatophores profonds et des iridocystes irrégulièrement répartis dans l'épaisseur du derme ne sont ni rares ni exceptionnels. Ces organes ne peuvent donc être considérés comme formant généralement des couches parfaitement définies.

I. — Structure et composition de l'épiderme.

L'épiderme des Céphalopodes est consttiué par une seule couche de cellules. Mais celles-ci sont de nature, de forme et de fonctions très diverses, et il est nécessaire de les décrire séparément chez les Octopodes, où l'épithélium cutané présente le minimum de variations, et chez les Décapodes, où les variations sont au contraire considérables.

1. — Épiderme des Octopodes.

a. Epithélium fondamental. — L'épiderme des Octopodes présente, du moins dans toutes les régions de la peau qui recouvre l'appareil pédieux, une assez grande uniformité de structure. Il n'y a guère que dans le voisinage du bord de l'infundibulium des ventouses et dans la cavité de ces dernières qu'il y a des cellules plus particulièrement différenciées en vue de fonctions spéciales.

Chez *Octopus vulgaris*, l'épithélium général est revêtu d'une cuticule que DELLE CHIAJE (1829) et H. MÜLLER (1853) avaient déjà entrevu sans en voir la striation. KÖLLIKER (1858) relata lui-même ce fait qui ne fut mentionné ni par KEFERSTEIN (1866), bien qu'il ait parlé de l'épithélium cutané, ni par KELLER (1874), dont la courte note parut cependant cinq années après les travaux de BOLL (1869) qui l'avait cependant observé et dont les assertions furent plus tard confirmées par GIROD (1883). L'épithélium (pl. II, fig. 8) est composé de cellules régulières revêtues d'une cuticule dont la striation, normale à la surface, est nettement visible sur les préparations colorées par la laque ferrique d'hématoxyline. Chaque cellule possède un noyau pourvu d'une membrane très nette et de granulations que l'hématoxyline colore en noir intense. Le noyau est assez volumineux, globuleux, parfois allongé dans une direction normale à la surface épithéliale, et de situation variable dans la cellule ; il peut être placé à la base, ou dans la partie tout à fait superficielle, dans le voisinage de la cuticule. Je n'ai jamais observé, comme l'indique GIROD (1883, p. 230.) de noyau bilobé. Le protoplasma de ces cellules est granuleux. La description complète de ces cellules épithéliales, de forme variable, a été faite par BOLL (1869) et par GIROD (1883) et il est inutile de revenir ici sur les particularités qu'elles possèdent, et en particulier sur les filaments qui les réunissent au derme sous-jacent, et qui ont été très bien décrits par ces auteurs. Je ne puis, à cet égard, que confirmer leurs assertions.

Cet épithélium est pourvu de cellules glandulaires, d'une dimension très différente de celle des cellules épithéliales. Alors que ces dernières ont de 4 à 5 μ, les cellules glandulaires atteignent 7 à 10 μ. Elles ne sont pas toujours aussi souvent réunies en groupes que Boll (1869) veut bien le dire, du moins chez *Octopus vulgaris*. Ces glandes sont généralement isolées, mais plus ou moins rapprochées les unes des autres suivant les endroits considérés du corps ; elles m'ont paru moins densément groupées dans la peau des bras, surtout vers leur extrémité, que dans tout le reste du corps ; d'ailleurs leur groupement paraît plutôt exceptionnel. Ces glandes, que Keller (1874) a observé sans les décrire, et que Girod (1883 et 1884) n'a pas observé chez les Octopodes, sont des cellules caliciformes dont le cytoplasme, généralement plus clair, et moins granuleux ou fibrillaire que celui des cellules ordinaires de l'épithélium, renferme un noyau généralement plus petit. La cavité de ces cellules communique avec l'extérieur par un orifice généralement rétréci, et pouvant être parfois, mais rarement, de même calibre que la cavité cellulaire. Je n'ai pu observer, en toute assurance, entre les éléments épithéliaux, de formation comparable aux « Kissleiste » ou « Schlùssleiste », dont Stœhr (d'après Prenant, Bouin, et Maillard, 1904, p. 95) a donné un schéma si explicite.

Enfin il convient de signaler des cellules de forme très particulière dont Boll (1869) paraît avoir constaté le premier la présence et les fonctions probables. Girod (1884) les a mieux observées ; mais leur rareté n'est peut-être pas aussi grande qu'il l'indique, cette façon de voir tenant sans doute à ce qu'il n'y a compris que celles qui présentent un prolongement très grêle.

L'étude des fragments de peau du bras de l'*Octopus vulgaris* dépourvus de formation cuticulaire permet de mieux voir la forme des cellules épithéliales qui en constitue le revêtement, et l'on constate des variations de formes se rapprochant insensiblement des cellules en question (pl. II, fig. 9), de sorte qu'il

est permis d'hésiter dans l'attribution d'un rôle de revêtement ou d'un rôle sensoriel pour certains éléments. Boll (**1869**) a du reste considéré les « Borstenhaaren » comme particulièrement fréquents sur les bras des Céphalopodes. La description de Girod (**1884**) s'accorde du reste très bien avec mes observations personnelles : ce sont des cellules pourvues d'un gros noyau et d'un cytoplasme formant autour de celui-ci une couche légère, et munie d'un prolongement plus ou moins grêle dont la terminaison s'effectue à fleur de peau.

Chez les autres Octopodes, l'épithélium cutané présente la plus grande analogie avec celui d'*Octopus vulgaris*. Chez *Eledone moschata*, sa constitution est identique, ce qui confirme les observations de Joubin (**1892**) aussi bien pour les cellules banales que pour les nombreuses glandes caliciformes qui y sont répandues. Il importe toutefois de remarquer que la cuticule ne fait pas plus défaut chez cet animal que chez le Poulpe. Joubin n'en parle pas et ne la figure pas, probablement parce qu'elle avait dû se détacher de la peau, fait qui paraît se produire fréquemment sur l'Eledone et qui tient vraisemblablement à une adhérence moins grande de la cuticule et des cellules épithéliales. Elle n'en est cependant pas moins existante.

Chez *Tremoctopus carena* Vérany et *Argonauta argo* Linné, dont je n'ai pu observer que des échantillons conservés dans l'alcool, l'épithélium cutané paraît avoir la même structure que chez l'*Octopus vulgaris*.

b. Modifications de l'épithélium au niveau de la ventouse. — Cet épithélium fondamental de la peau change considérablement de caractères lorsqu'on l'étudie dans les différentes régions de la ventouse. Chez l'*Octopus vulgaris*, l'épithélium n'est pas identique dans la chambre acétabulaire et l'infundibulum. Dans la chambre acétabulaire, il est constitué par de petites cellules qui en tapissent le fond (pl. I, fig. 2) et qui atteignent au centre une dimension un peu plus considérable. Ces cellules sont toujours recouvertes par la

cuticule striée dont nous avons précédemment parlé et contiennent un noyau sphérique, globuleux, à granulations chromatiques nombreuses. Ces cellules acquièrent une dimension plus considérable sur le pourtour du plancher de la chambre et se continuent sur les parois latérales de celle-ci en conservant les mêmes caractères que sur le fond. NIEMIEC (1885) a d'ailleurs dessiné sans le décrire l'épithélium acétabulaire des ventouses d'*Argonauta argo* qui paraît être semblable à celui d'*Octopus vulgaris*. Je n'ai pu contrôler rigoureusement le fait par suite de la mauvaise conservation des Argonautes que j'ai examinés.

Au niveau du sphincter principal de la ventouse, les cellules augmentent de hauteur, et cette augmentation se fait de plus en plus nettement sentir au fur et à mesure que l'on se rapproche des bords de la cupule. Parallèlement à cet allongement, le noyau lui-même s'allonge dans la même direction Le cytoplasme des cellules épithéliales possède en outre une fibrillation très nette, entre la surface libre et le noyau (pl. II, fig. 10). Enfin la cuticule présente ici des modifications importantes : elle est pourvue de denticulations que GIROD (1884) a mal décrites et mal figurées sur l'*Octopus vulgaris* même, que NIEMIEC (1885), a également signalées chez *Argonauta argo*. Aucune des descriptions données par ces auteurs ne paraît répondre à l'exacte vérité. Pour GIROD, les denticulations de la cuticule ne sont que des replis coniques creux, correspondant à chacune des cellules épidermiques, et dans lesquels viennent se loger les extrémités des cellules épithéliales. Ces cellules présenteraient un cytoplasme particulièrement granuleux dans cette région, alors qu'il resterait nettement fibrillaire dans le reste de la cellule. Pour NIEMIEC (cuticule d'*Argonauta argo*), chaque cellule épithéliale est pourvue d'une plaque cornée sur laquelle s'élève un denticule. Les figures données par cet auteur (en particulier fig. 2, pl. IV) indiquent nettement qu'il n'existe aucune continuité entre les cuticules superposées à chacune

des cellules épithéliales. En réalité, chez *Octopus vulgaris*, *Eledone moschata* et *Argonauta argo*, la cuticule est continue au-dessus des cellules épithéliales; il est facile de s'en assurer sur les coupes, que la cuticule y soit en place, ou qu'elle soit isolée de son épithélium. Elle présente un aspect dont la figure 11 (pl. II) donne une meilleure idée que toute autre description. Les denticules sont de forme tronc-conique, leur grande base étant contiguë au cytoplasme, leur petite base excavée en segment sphérique. Ces denticulations, que Girod (1884) considère comme obliques par rapport à la surface, paraissent au contraire généralement normales à celle-ci. Je n'ai d'ailleurs pas observé la présence des deux régions que Girod signale dans chacune des cellules épithéliales : la région granuleuse, à caractères tranchés, signalée par cet auteur, est entièrement illusoire, la fibrillation cytoplasmique des cellules épithéliales se continuant jusqu'à la cuticule. C'est du reste ce qu'on observe également chez les Décapodes.

Quant à la disposition de l'épithélium en mamelons, telle que Girod la décrit chez *Octopus vulgaris*, je ne puis que me ranger à l'avis de Niemiec (1885) suivant lequel ces mamelons n'existent pas, mais sont remplacés par des bourrelets radiaires, à relief plus ou moins accentué suivant l'état de contraction de la musculature infundibulaire.

Le bord de l'infundibulum est occupé par un repli circulaire (pl. I, fig. 2 *Rp*, et pl. II, fig. 12) que les coupes transversales démontrent avec la plus grande netteté. J'ai vainement cherché ce que pouvaient avoir de particulier ces cellules qui forment un épithélium palissadique et qui sont toutes semblables. Je n'ai rien vu qui puisse leur faire attribuer une fonction glandulaire, les réactions histochimiques de la thionine, de la muchématéine et du mucicarmin n'ayant jamais réussi. Girod (1884) a également vu cet organe et le considère comme formé par un ensemble de terminaisons nerveuses spéciales jouant probablement un rôle particulier dans certaines sensa-

tions. Je ne saurai être affirmatif en ce sens ; ce qu'il y a de certain, c'est que la cuticule se continue très nettement sur les cellules épithéliales du repli circulaire, et que je n'ai rien vu qui puisse donner lieu à une interprétation de ces éléments comme éléments sensoriels. Cette disposition anatomique favorise peut-être la fermeture hermétique de la ventouse au moment de la production du vide, les deux bords du pli formant un espace capillaire qui, plein de liquide, se trouve interposé entre le bord musculaire de l'infundibulum et l'extérieur.

Puis l'épithélium change encore de caractères : les cellules deviennent très allongées, plus ou moins effilées à leur base, à noyaux volumineux, richement pourvus de chromatine, et situés à des niveaux variables, en raison de la compression des cellules les unes sur les autres. Il est vraisemblable que ces cellules peuvent se répartir en deux groupes : des cellules sensorielles, et des cellules intercalaires remplissant le rôle de cellules de soutien.

Mais la cuticule persiste, contrairement à ce que dit Girod à cet égard ; il est vrai qu'elle présente une faible épaisseur à cet endroit mais elle n'en existe pas moins au bord même de l'infundibulum.

On ne trouve aucune cellule glandulaire dans la cavité de la ventouse et je n'ai rien vu chez *Octopus vulgaris* et chez *Eledone moschata* qui soit identique aux cellules que Niemiec (**1885**, p. 73 et pl. IV, fig. 1 *h* et fig. 2 *er*) a signalées chez *Argonauta argo*.

2. — Épiderme des Décapodes.

A. — Bras sessile.

a. Epithélium fondamental. — L'épiderme des Décapodes présente des formations cuticulaires beaucoup plus variées que l'épiderme des Octopodes, surtout dans les différentes parties de la ventouse et de son support plus ou moins développé. Les différenciations cuticulaires sont remarquables dans la région des ventouses, où elles acquièrent un grand développement.

Chez *Sepiola Rondeletti* Leach, les cellules de l'épithélium présentent dans leur ensemble beaucoup moins de régularité que les cellules de l'épithélium précédemment étudié des Octopodes. La cuticule y est beaucoup plus épaisse (pl. II, fig. 13), les cellules généralement plus allongées, plus irrégulières, à noyaux globuleux, chargés de chromatine. Les cellules muqueuses de la peau sont énormes. Elles mesurent de 8 à 10 μ, tandis que les cellules ordinaires de l'épithélium n'ont que 18 à 25 μ. Elles sont donc de beaucoup plus volumineuses que les cellules à mucus de la peau des Octopodes ; les noyaux sont beaucoup plus petits que ceux des cellules ordinaires de l'épiderme. La forme de ces cellules à mucus est généralement très dilatée vers la base et leur grande dimension fait qu'il est nécessaire d'examiner un assez grand nombre de coupes sériées pour en distinguer l'orifice (pl. II, fig. 13-14-15.) Au niveau de celui-ci, la cuticule s'amincit et disparaît pour reparaître ensuite sur les cellules épithéliales immédiatement voisines. Ces cellules muqueuses sont souvent rapprochées : mais pas plus que chez les Octopodes, je n'ai vu la disposition que dit y avoir observé Boll (**1869**) : plusieurs glandes ayant un orifice externe commun.

L'irrégularité dans les dimensions des cellules épithéliales ne se rencontre pas dans toute l'étendue de la périphérie du bras. C'est ainsi que sur la face externe du bras, les cellules sont à peu près de même configuration : elles y sont généralement petites, affaissées, toutes de même forme et toujours revêtues d'une cuticule très nette. Dans les régions qui renferment beaucoup de cellules à mucus, l'épithélium devient généralement plus irrégulier, à cause de la forte dimension des cellules glandulaires ; c'est ainsi que dans les régions cutanées avoisinant le pédoncule des ventouses (pl. II, fig. 16), où il y a de nombreuses cellules à mucus, les irrégularités dans la dimension des cellules épithéliales sont telles qu'on pourrait croire à des déformations survenues au cours de la confection des préparations, si l'intégrité de la cuticule qui revêt rigoureusement tou-

tes les cellules épithéliales n'était là pour indiquer qu'on a bien affaire à une disposition normale.

b. Modifications dans la région du pédoncule et de la ventouse. — Cet épithélium se modifie profondément dans les différentes régions du pédoncule et de la ventouse. Autour du pédoncule (pl. II, fig. 17), il est constitué par de très petites cellules, très aplaties et formant aussi un épithélium presque pavimenteux, qui repose directement sur la membrane conjonctive épaisse et résistante qui circonscrit la musculature du pédoncule dans sa partie voisine de la ventouse. D'ailleurs, la ventouse elle-même est revêtue sur sa convexité d'un épithélium de même nature qui n'est, du reste, que la continuation de l'épithélium pédonculaire (pl. III, fig. 24). Ce n'est qu'au niveau du sphincter principal de la ventouse, que la peau se modifie et reparaît avec un derme formé de tissu conjonctif lâche.

Les noyaux de ces cellules aplaties sont elliptiques, parfois même extrêmement allongés dans le sens tangentiel. Aucune cellule à mucus n'est intercalée entre les cellules ordinaires de l'épithélium. La cuticule est toujours persistante, et d'épaisseur relativement forte, malgré la faible épaisseur des cellules épithéliales.

Puis cet épithélium subit de nouvelles modifications dans la région de l'infundibulum, aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur. Du côté externe (pl. III, fig. 23, *ce*), les cellules s'allongent progressivement dans une direction normale à la surface ; leur noyau s'allonge dans le même sens, leur cytoplasme y acquiert une structure fibrillaire, visible surtout entre le noyau et la surface épithéliale, et qui retient énergiquement la laque ferrique d'hématoxyline. Cet épithélium à grandes cellules se continue jusqu'au bord même de la ventouse, et pénètre dans l'infundibulum de celle-ci où il est caractérisé par de grandes cellules (pl. III, fig. 23. *ci*) ayant une allure palissadique dans leur ensemble, toutes obliquement disposées par rapport à la paroi, et où la structure fibrillaire du

cytoplasme est encore plus évidente, toujours et surtout dans la partie de la cellule qui se trouve du côté de l'extérieur par rapport au noyau. C'est cet épithélium qui sécrète l'anneau corné qui retient énergiquement l'acide picrique dans les préparations. L'ensemble de ces productions cornées de *Sepiola Rondeletti* a du reste été décrit en détail par Niemiec (**1885**, p. 84-86, pl. iv, fig. 3 et 4) ainsi que celles d'*Ancistroteuthis Lichtensteini* = *Onychoteuthis Lichtensteini* Férussac et d'*Abralia Oweni* Vérany = *Enoploteuthis Oweni* Vérany et il est inutile d'y revenir. D'autre part, l'épithélium qui tapisse la cavité de la ventouse est loin de présenter une homogénéité parfaite. A la suite des grandes cellules qui sécrètent les dencicules et l'anneau corné, se trouve, vers la ligne de séparation de la paroi de la ventouse et du piston qui en constitue le fond un épithélium extrêmement aplati (pl. iii, fig. 24, *ep*:) auquel fait suite (pl. iii, fig. 24, *epf*), à la surface interne du piston, un épithélium de signification difficile à préciser, à cellules très hautes et très étroites, ne présentant pas même d'uniformité dans leur dimension, et revêtues d'une cutiucle présentant une striation fort nette et très comparable à celles qui ont été décrites par Boll (**1869**) et Girod (**1883**) chez *Sepia officinalis*.

B. — Bras tentaculaire.

La palette tentaculaire présente sensiblement les mêmes caractères épithéliaux ; les cellules à mucus y sont peut-être un peu plus rares, et je n'en ai pas observé sur les ventouses. L'épithélium de ces dernières présente beaucoup moins de variations dans la forme des cellules, et le plancher de la cupule en particulier n'est pas revêtu d'un épithélium identique à celui des ventouses des bras sessiles. L'épithélium est presque partout très aplati, sans caractères saillants, sauf dans la région des productions cornées.

L'épithélium de la tige du tentacule est très uniformément

constitué par de très petites cellules à noyaux sphériques, revêtues de la cuticule.

J'ai du reste retrouvé, en séparant les cellules épithéliales du tissu conjonctif sous-jacent, les formations arborescentes que Boll (1869) et Girod (1883) ont déjà signalées respectivement chez *Octopus vulgaris* et chez *Sepia officinalis*. J'y ai également retrouvé des éléments spéciaux (pl. II, fig. 18), de nature sensorielle, et disséminés çà et là dans l'étendue de l'épiderme. Ces éléments ne paraissent pas nombreux : ce sont des cellules généralement globuleuses, à noyaux basilaires, et pourvues d'un prolongement effilé vers l'extérieur.

Chez *Sepia officinalis*, l'épithélium général présente les mêmes caractères que chez *Sepiola Rondeletti* et est assez uniforme dans toute l'étendue du bras. Il se festonne toutefois sur la partie supérieure des expansions lamellaires marginales, où l'on distingue des cellules à mucus de dimensions plus considérables qu'ailleurs. L'épithélium est également constitué par des cellules plus petites sur toute l'étendue du pédoncule et la surface externe des ventouses. Les productions cornées s'exagèrent en denticules marginaux et anneaux dont la forme et le détail sont indiqués dans la plupart des travaux de systématique et dans ceux de Girod (1884) qui a également décrit partiellement l'épithélium. Il faut préciser ici sa description, en disant que les parois de la ventouse, au-dessous de l'anneau corné, sont tapissées d'un épithélium à petites cellules qui prennent des proportions plus considérables à la surface du piston, et plus particulièrement dans sa région centrale, occupée par une dépression qui n'existe pas chez les Sépioles (pl. II, fig. 19).

Dans le tentacule, la tige est recouverte d'une couche uniforme de petites cellules ; et dans la palette, nous retrouvons la même structure d'épithélium, mais avec des cellules à mucus beaucoup plus rares, tout aussi bien sur la palette elle-même que sur ses expansions marginales. Les épithéliums externe et interne de l'infundibulum sont constitués par de

belles cellules palissadiques productrices de sécrétions cornées remarquables déjà mentionnées, et le fond de la cupule présente une invagination dans laquelle l'épithélium revêt des caractères très différents : il est formé de hautes cellules, serrées les unes contre les autres, à noyaux très allongés dans une direction normale ou subnormale à la gaîne conjonctive sous-jacente, très épaisse en cet endroit.

Les épithéliums du *Loligo media* Lin. ne sont pas essentiellement différents de ceux qui viennent d'être précédemment décrits, et l'épithélium de *Leachia cyclura* Lesueur m'a montré la présence vraisemblablement constante d'éléments cellulaires très petits dans toute l'étendue du bras. L'insuffisance de la fixation du matériel que j'ai dû utiliser au sujet de ce Céphalopode rare, ne m'a pas permis de préciser les particularités intéressantes de son épithélium.

II. — Structure et composition du derme.

Le derme des Céphalopodes est essentiellement constitué par du tissu conjonctif, disposé en couches plus ou moins épaisses suivant les régions du système pédieux. Généralement, ce tissu conjonctif forme une couche uniforme autour du bras. Mais son épaisseur se réduit beaucoup dans diverses régions des ventouses, ainsi que sur le pédoncule des ventouses des Décapodes : à ces endroits, il n'est représenté que par une couche mince de fibres collagènes très serrées.

Dans le derme conjonctif fondamental sont disséminés des fibres musculaires, des vaisseaux sanguins, des nerfs et des organes particuliers tels que chromatophores, iridocystes, sur lesquels nous n'insisterons pas ici. Nous ajouterons seulement que ces muscles et organes divers font complètement défaut dans les régions où le derme se réduit en épaisseur, ainsi qu'il a été précédemment indiqué.

On sait d'autre part que la région dorsale des bras sessiles de *Sepia officinalis*, contient une formation cartilagineuse,

que JOUBIN (1900) a déjà signalée dans l'épaisseur du derme (voir fig. 15). J'ajouterai ici que je n'ai pas retrouvé cette formation dans le tentacule et la palette tentaculaire.

TISSU CONJONCTIF. — Le tissu conjonctif sous-cutané des Céphalopodes, signalé pour la première fois par DELLE CHIAJE (1825) ressemble beaucoup au tissu conjonctif des vertébrés supérieurs, conformément aux vues de LEYDIG (1854) qui l'avait cru accompagné de tissu élastique chez certaines espèces non désignées de *Sepiola* et de *Loligo*. Il ne ressemble pas exclusivement au tissu conjonctif embryonnaire des vertébrés supérieurs, ainsi que l'affirmèrent plus tard BOLL (1869), et KELLER (1874) qui l'avait cru de cette nature chez *Eledone* et *Octopus*, par opposition au tissu conjonctif de *Sepiola*, d'*Ommastrephes* et d'*Argonauta* qui lui paraissait plus différencié.

Si l'on pratique des coupes transversales sur des fragments de bras d'*Octopus vulgaris*, après les avoir convenablement fixés et colorés par les réactifs trisulfonés de tissu conjonctif collagène, en combinaison avec l'acide picrique, on peut constater que ce tissu est surtout très développé du côté externe des bras et plus particulièrement dans les régions avoisinant la musculature interbrachiale. Il est à remarquer que les fibres conjonctives qui constituent cette couche paraissent d'autant plus densément groupées et serrées qu'on les observe plus vers la partie profonde du derme. Dans les ventouses des Octopodes, cette couche se réduit à une mince lamelle de fibres conjonctives extrêmement serrées qui forme d'ailleurs une gaîne autour de la musculature propre de cet organe.

Cette gaîne reste contiguë à l'épithélium cutané sur la presque totalité de l'étendue des ventouses des Décapodes et la partie distale de leur pédoncule.

L'étude des divers éléments de ce tissu se fait facilement en injectant sous la peau d'un Céphalopode vivant un ou deux centimètres cubes d'eau de mer. On provoque ainsi la formation d'une boule d'œdème par écartement des éléments du tissu ;

coupé et dissocié sur lame avec de fines aiguilles, on fixe rapidement par la solution de Bouin, et on colore par un procédé quelconque, par exemple une solution quelconque d'hématoxyline comme colorant nucléaire, et la solution de van Gieson comme colorant plasmatique. On constate alors que les différents éléments de ce tissu sont les suivants :

1° Un hyaloplasme fondamental, *h* (pl. III, fig. 25) qui se colore fort peu par les colorants usuels et qui est contenu dans les mailles ou interstices d'un tissu figuré dont les parties constituantes sont :

2° Des cellules conjonctives, *cj*, de forme généralement allongée, et contenant un noyau volumineux qui retient énergiquement la laque ferrique d'hématoxyline. Leur cytoplasme se colore en jaune par l'acide picrique, et contient de nombreuses granulations.

Certaines de ces cellules sont accolées aux fibres conjonctives et ont leur grande dimension parallèle à la direction de celles-ci. Je n'ai pu apercevoir les rapports des cellules conjonctives entre elles ; on ne peut songer à les étudier sur des préparations dissociées, et sur des tissus ayant conservé leurs rapports de situation, l'abondance des fibres collagènes empêche de voir nettement les rapports de cellule à cellule. Je n'ai jamais observé, ainsi que l'a indiqué Girod (**1883**, p. 255), la dispositions des fibres et des cellules conjonctives en couches alternantes, surtout dans les parties profondes. Je n'ai pas observé non plus d'une façon démonstrative les prolongements que Girod (**1883**) a signalé comme faisant communiquer les cellules entre elles, et en ce qui concerne les Céphalopodes, rien n'autorise jusqu'ici à conclure en faveur des théories de Ranvier quant à la nature des rapports des cellules conjonctives ou à celle des naturalistes allemands dont von Recklinghausen est le chef d'école.

3° Des fibres conjonctives *f*, déjà observées par Leydig (**1854**), Keferstein (**1866**), Keller (**1874**), généralement ondulées, formant des faisceaux d'épaisseur variable pouvant se

diviser à l'infini en fibrilles plus petites ; il s'agit bien là du tissu conjonctif collagène nettement caractérisé par son affinité pour les matières colorantes trisulfonées. Les colorations obtenues avec la fuschsine acide, et certains autres composés tels que le ponceau S extra, les violets rouges 4 RS et 5 RS, le noir naphtol B, le bleu diamine 2B, en combinaison avec l'acide picrique, et dont les propriétés ont été récemment mises en évidence par Curtis et Lemoult (**1905**), ne laissent aucun doute à cet égard.

4° Des cellules de dimensions variables *l*, à cytoplasme granuleux que l'acide picrique colore en jaune pâle, et contenant un noyau d'apsect variable. Il ne peut exister qu'un seul noyau, et celui-ci peut être sphérique ou plutôt globuleux, ou bien lobé et dans ce cas présente toutes les formes de transition entre le noyau simple et le noyau en fer à cheval ; il peut d'ailleurs exister deux noyaux. Comme dans les cellules conjonctives, ceux-ci se colorent intensément par la laque ferrique d'hématoxyline. L'examen du sang m'a fait retrouver ces mêmes corps figurés, et je ne doute pas qu'il y ait lieu de les interpréter comme des amœbocytes, en se basant sur les observations déjà anciennes de Lebert et Robin (**1846**, p. 122) qui avaient vus dans le sang des Céphalopodes des globules « contenant un ou deux noyaux entourés de corpuscules moléculaires », de Cattaneo (**1891** et **1891***a*), et de Cuénot (**1891**) qui ont respectivement trouvé, chez *Eledone moschata*, *Sepia officinalis*, *Octopus vulgaris*, et chez ces deux derniers et *Eledone Aldrovandi* Rafinesque des corps figurés ayant les mêmes caractères nucléaires. J'ai, du reste, également retrouvé ces corps dans le sang des Céphalopodes, tant sur des préparations spéciales de sang que sur des coupes pratiquées à l'extrémité de l'hectocotyle, où la disposition du système sanguin se prête particulièrement bien à l'examen du sang, sans utiliser d'autres méthodes que les méthodes habituelles de fixation.

5° Enfin, il importe de signaler qu'on ne trouve aucune trace de fibres élastiques, définies au sens chimique de la réaction

colorée que l'on obtient avec les teintures à l'orcéine. La recherche de ces fibres sur les différentes espèces de Céphalopodes que j'ai étudiées, tant par l'application de la méthode classique de TANZER, que par celle, toute récente de DELAMARRE (**1905**) ne m'ont pas permis de les mettre en évidence. J'ai particulièrement fait cette recherche sur la peau d'*Alloposus mollis* Verrill, chez lequel JOUBIN (**1895** et **1895** *a*) avait cru constater la présence d'un réseau élastique. Les insuccès constants auxquels j'ai été conduit me permettent d'affirmer que, pas plus chez ce Céphalopode pélagique que chez nos Céphalopodes littoraux, on ne trouve de tissu élastique. L'opinion de GIROD (**1884**) qui avait considéré la cupule acétabulaire des Octopodes comme fondamentalement constituée par du tissu élastique doit être complètement mise à l'écart.

Ces faits s'harmonisent pleinement avec ce que l'on sait jusqu'aujourd'hui sur le mode de répartition du tissu élastique dans la série animale : très rarement signalé jusqu'à présent chez les Invertébrés, si l'on s'en tient aux faits signalés à ce sujet par BABOR (**1901**) et aux travaux de G. LOISEL (**1898**, p. 29-30), qui a obtenu avec les fibres de certaines éponges des réactions qui les rapprochent des fibres élastiques véritables, ce tissu paraît plutôt être particulièrement propre aux vertébrés.

J'ai retrouvé les mêmes éléments du tissu conjonctif dans tous les Céphalopodes que j'ai étudiés : *Eledone moschata*, *Loligo media*, *Sepiola Rondeletti*, *Sepiola atlantica*, *Rossia macrosoma*, *Sepia officinalis*. Chez les Céphalopodes pélagiques, la richesse en hyaloplasme du tissu conjonctif est considérable. JOUBIN (**1895** et **1895** *a*) a déjà signalé le fait chez *Alloposus mollis* Verrill chez lequel ce tissu, qui a l'apparence d'une gelée, y est représenté sous une grande épaisseur. J'ai retrouvé cette richesse en hyaloplasme chez un Céphalopode des Açores, rapporté en assez grande abondance au cours de la dernière campagne de la « Princesse Alice » par S. A. S. le Prince de Monaco : *Leachia cyclura* Lesueur. On y retrouve les mêmes caractères du tissu conjonctif : fibres conjonctives nombreuses

et cellules conjonctives disséminées dans une matière hyaloplasmatique épaisse et fondamentale (1).

CHAPITRE IV

LE SYSTÈME MUSCULAIRE

C'est à CUVIER (**1817**) que revient le mérite d'avoir donné, le premier, une idée de l'ensemble de la musculature compliquée du système pédieux de l'*Octopus vulgaris*. DELLE CHIAJE (**1829** et **1841**) en donna un nouvel aperçu, mais sans figures. A part COLASANTI (**1876**) qui donna un essai plus complet sur le bras d'*Eledone moschata*, GIROD (**1883** et **1884**) et NIEMIEC (**1885**) qui s'occupèrent plus particulièrement, mais bien incomplètement, de la peau et de la ventouse, rien n'a été fait depuis sur l'anatomie du système musculaire. La description qui suit rectifie et complète l'ensemble des considérations exposées par ces divers naturalistes.

I. — Système musculaire de l'appareil pédieux chez les Octopodes.

Pour en faciliter l'exposition, il est nécessaire de décrire successivement :

1° La musculature intrinsèque d'un bras;

(1) C'est à cette place qu'il conviendrait d'introduire un important chapitre sur la question fort intéressante des chromatophores et des iridocystes. Les récentes recherches de SOLGER (**1898**), de STEINACH (**1900**, **1901**, **1901** *a*) de RABL (**1900**, **1900** *a*) et surtout celles de CHUN (**1902**) (*) ont jeté ces dernières années un jour nouveau sur cette question qui ne paraît pas encore complètement élucidée. Je laisse ici complètement de côté cette importante question, que j'ai été amené à étudier au cours de mes recherches sur le système cutané ; elle sera plus tard l'objet d'un travail de critique et de mise au point que je me propose de publier prochainement.

(*) Voici l'indication de ces différents travaux :

1898. — SOLGER (B.). Zùr Kenntniss der Chromatophoren der Cephalopoden ùnd ihrer Adnexa. (*Arch. mikr. Anat.* Bd. LIII, pp. 1-19. Taf. I.).

1900. — STEINACH (E.). Ueber die Chromatophorenmuskeln der Cephalopoden. (*Sitz. Bericht. deutsch. nat. med. Ver. Lotos. Prag.* NF. Bd. 20, pp. 85-94.).

1901. — STEINACH (E.). Studien über die Haùtfarbùng ùnd über den Farbenwechsel der Cephalopoden. Nebst versùchen über die autogene Rhytmicität der Chromatophoren-Muskeln. (*Arch. ges. Physiol.* Bd. 87, pp. 1-37. Taf. I-II.)

1901 *a*. — STEINACH (E.). Ueber die locomotorische Function des Lichtes bei Cephalopoden. (*Arch. ges. Physiol.* Bd. 87, pp. 38-41.).

2° La musculature intrinsèque d'une ventouse;

3° La disposition des muscles extrinsèques unissant ces deux organes ;

4° La disposition des muscles qui unissent les bras entre eux.

1. — Musculature intrinsèque du bras.

Autour de l'axe nerveux du bras *N* (fig. 2), [dénomination que nous accepterons avec Colasanti (1876)], isolé par une gaîne de tissu conjonctif lâche *t c p*, se trouve une musculature compliquée dans laquelle on distingue des muscles longitudinaux, des muscles transversaux et des muscles obliques.

A. Muscles longitudinaux. — Parmi les muscles longitudinaux, il convient de distinguer :

a. Les muscles longitudinaux externes le (fig. 2 et pl. I, fig. 4) dont l'ensemble forme une masse elliptique opposée aux ventouses, par rapport à l'axe nerveux, et situé par conséquent vers l'extérieur. Ces muscles longitudinaux sont séparés par des trabécules musculaires transversaux *tr* sur lesquels nous reviendrons au cours de cette description.

b. Les muscles longitudinaux internes li (fig. 2 et pl. I, fig. 2,) dont l'importance est moindre et qui forment dans leur ensemble une bande longitudinale située entre l'axe nerveux et les ventouses. Les paquets musculaires qui les constituent et les trabécules plus faibles de muscles transversaux qui les séparent ressemblent en tous points à ce que nous avons rencontré dans la masse musculaire précédente.

c. Les muscles longitudinaux latéraux, situés de part et d'autre du plan de symétrie longitudinal du bras et formant quatre séries symétriques deux à deux auxquelles il est rationnel de

1900. — Rabl (H.). Ueber die chromatophoren der Cephalopoden (*Verh. deutsch. zool. Ges* 10 Vers. pp. 98-107.).

1900 *a*. — Rabl (H.). Ueber Baû ùnd Entwicklùng der Chromatophoren der Cephalopoden, nebst allgemeine Bemerkùngen über die Haût dieser Thiere. (*Sitz. Bericht. Akad. wiss. Wien. math. nat. Cl.* Bd. 109. p. 341-404.)

1902. — Chun (C.). Ueber die Natùr ùnd die Entwicklùng der Chromatophoren bei den Cephalopoden. (*Verh. deutsch. zool. Ges.* 12 Vers. p. 162-182.).

donner les dénominations de *muscles latéraux périphériques lp* et de *muscles latéraux centraux lc* (fig. 2, et pl. I, fig. 3 et 5). Ces muscles sont également répartis par paquets séparés par des trabécules musculaires, comme les muscles précédents.

B. Muscles transversaux. — Les muscles transversaux, c'est-à-dire ceux dont la direction des fibres est dans un plan normal à l'axe du bras, n'ont pas la disposition que Colasanti (1876) leur prête chez *Eledone moschata*. La seule couche de fibres *nettement transversales tra* (fig. 2 et pl. I, fig. 2-3-4) sert d'enveloppe à la gaîne conjonctive enveloppant l'axe nerveux. Son épaisseur est très inégale ; elle est maximum du côté externe, minimum du côté interne et latéralement d'épaisseur intermédiaire. C'est cette couche qui constitue les trabécules musculaires qui divisent en faisceaux réguliers les muscles longitudinaux. Latéralement, elle présente de forts paquets de fibres qui se dirigent vers les quatre angles de la musculature et qui se partagent en plusieurs faisceaux secondaires constituant les trabécules des extrémités des faisceaux longitudinaux internes et externes (fig. 2, tr_1 et tr'_1, et pl. I, fig. 2, tr_1 et fig. 3 tr_1). Les fibres transversales situées du côté externe, par rapport à l'axe nerveux, et qui sont serrées les unes contre les autres dans la région médiane du bras, s'écartent peu à peu au fur et à mesure qu'elles s'approchent des muscles longitudinaux latéraux du bras (les plus internes remontant obliquement dans un plan transversal) pour constituer les faisceaux trabéculaires tr_2 et tr'_2 qui isolent les paquets longitudinaux latéraux de fibres musculaires. Après avoir séparé les faisceaux de la couche longitudinale latérale centrale, ces fibres traversent une couche musculaire o_2, (fig. 2 et pl. I, fig. 2-3-5) sur laquelle nous reviendrons plus loin, en s'écartant à nouveau pour constituer les trabécules séparant les muscles latéraux longitudinaux périphériques. Ces derniers trabécules sont constitués par des fibres venant toutes de l'un des trabécules précédents ou par la réunion de certaines fibres provenant de deux des trabécules précédents consécutifs (pl. I, fig. 5) ;

finalement ces fibres trabéculaires vont s'insérer sur la gaîne conjonctive *C* (fig. 2 et pl. I, fig. 2 et 5) qui enveloppe toute la musculature intrinsèque après avoir traversé la couche musculaire périphérique.

Du côté interne, par rapport à l'axe nerveux, les fibres trans-

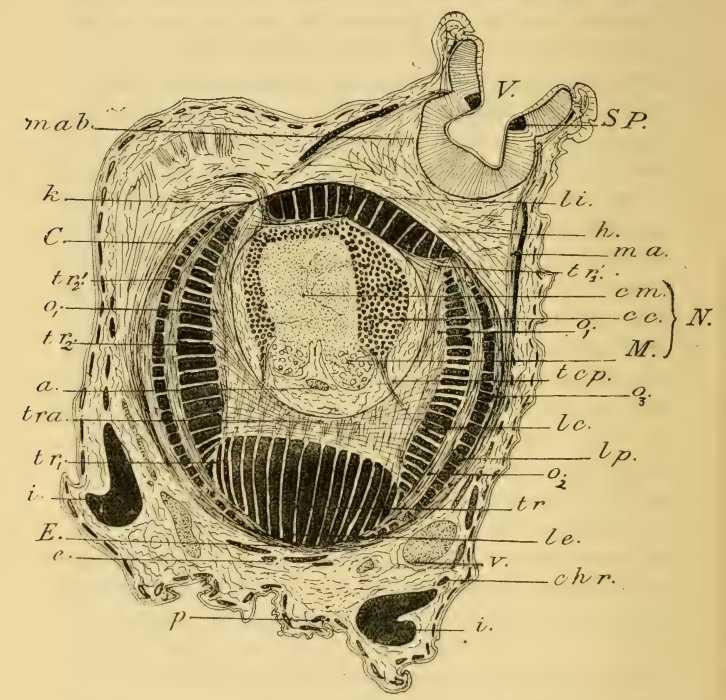


FIG. 2. Coupe transversale d'ensemble du bras d'*Octopus vulgaris* Lam. Les parties noires représentent les faisceaux ou régions musculaires transversalement coupés. × 35.

N, axe nerveux ; *cc*, couche corticale ; *cm*, couche médullaire ; *M*, région myélinique ; *a*, artère brachiale ; *tcp*, tissu conjonctif périnerveux ; *tra*, musculature transversale ; *tr*, tr_1, tr_2, tr'_2, trabécules musculaires transversaux ; *le*, *li*, couches musculaires longitudinales externe et interne ; *lc*, *lp*, couches musculaires longitudinales latérales centrale et périphérique ; o_1, o_2, o_3, couches musculaires obliques ; *C*, gaine conjonctive de la musculature brachiale intrinsèque ; *E*, muscles externes ; *h*, fibres extrabrachiales ; *ma*, musculature annulaire ; *k*, point de sortie d'un nerf ; *mab*, musculature acétabulo-brachiale ; *V*, ventouse ; *SP*, sphincter principal ; *i e*, musculature interbrachiale ; *v*, système veineux ; *chr*, chromatophores ; *p*, peau.

versales forment une bande extrêmement réduite en épaisseur, et se partagent aux extrémités en quelques faisceaux peu importants dont les fibres entrent dans la constitution des trabécules tr'_1, (fig. 2 et pl. I, fig. 2) séparant les paquets musculaires longitudinaux latéraux les plus internes.

Les fibres trabéculaires des muscles longitudinaux internes et externes, qui ne sont pas formées par les prolongements de fibres identiques aux précédentes, sont indépendantes et s'insèrent sur l'enveloppe conjonctive résistante périphérique *C* pour se terminer à la limite centrale de cet ensemble musculaire.

L'examen de coupes tangentielles exécutées de façon à intéresser les muscles longitudinaux montrent que les trabécules sont constitués par des plans longitudinaux de fibres transversales.

Enfin, il résulte de cette description que la complexité que présente la partie musculaire la plus centrale du bras, est due à l'enchevêtrement des fibres qui composent la musculature transversale toute entière, fibres qui contribuent toutes à la constitution des faisceaux musculaires trabéculaires.

C. Muscles obliques. — Les muscles obliques sont répartis en trois faisceaux distincts ; ils sont placés latéralement dans cet ensemble déjà complexe, et sont symétriques deux à deux par rapport au plan de symétrie du bras. On distingue donc successivement de chaque côté :

a. Une couche de *muscles obliques centraux* o_1 (fig. 2 et pl. I, fig. 5) située entre la zone des muscles transversaux *tra* et la musculature longitudinale latérale centrale, *lc*. Cette couche est constituée par un fort paquet de fibres obliques de dedans en dehors et d'arrière en avant. Ces fibres naissent de l'un des angles internes pour se diriger vers l'angle externe de la musculature du même côté. Elles contribuent ainsi à constituer les principaux trabécules des quatre angles où elles s'enchevêtrent avec les fibres musculaires transversales. Sur les coupes, ces couches et les couches transversales précédentes sont difficiles

à distinguer les unes des autres : il est absolument nécessaire d'examiner des pièces bien fixées, sans déformations, et que les coupes soient rigoureusement transversales.

b. Une couche de *muscles obliques médians* o_2 (fig. 2 et pl. I, fig. 2, 3, 5) dirigés de dedans en dehors et d'avant en arrière, c'est-à dire en sens inverse de la couche oblique précédente. C'est cette couche qui est interposée entre les bandes de faisceaux longitudinaux centraux (*lc*) et périphériques (*lp*). Elle s'insère nettement, tant du côté interne que du côté externe, et suivant des surfaces relativement grandes, à la gaîne de tissu conjonctif serré (*C*) qui enveloppe la musculature. Elle est contiguë aux extrémités des masses musculaires longitudinales interne (*li*) et externe (*le*) ; ses fibres s'entrecroisent avec les fibres trabéculaires qui ont séparé les faisceaux longitudinaux précédents.

c. Une couche de *muscles obliques périphériques* o_3 (fig. 2 et pl. I, fig. 2, 3, 5) disposée seulement latéralement. Les fibres sont obliques de dedans en dehors et d'arrière en avant, c'est-à-dire dans le sens inverse des fibres de la couche oblique médiane, et dans le même sens que celles des fibres de la couche centrale ; elles forment deux grandes surfaces s'appuyant contre l'enveloppe conjonctive, laquelle s'affaiblit par endroit au point de disparaître (*C*, pl. I, fig. 3), pour laisser passer les faisceaux extrinsèques de muscles qui relient le bras aux ventouses, et permettre la fusion de leurs fibres avec celles de cette couche musculaire oblique périphérique. Enfin une gaîne conjonctive *C* (fig. 2 et pl. I, fig. 2, 3, 5) mince et résistante, enveloppe cette musculature compliquée.

D'après tout ce qui précède, on voit que l'anatomie de la musculature du bras n'est pas identique dans tous les sens. En résumé, en allant du centre du bras à la périphérie, suivant une ligne dirigée tangentiellement, on trouve (fig. 2) :

1° L'axe nerveux (*N*) ;

2° La gaîne de tissu conjonctif lâche qui l'enveloppe (*tcp*) ;

3° Une couche de fibres transversales (*tra*) ;

4° Une couche centrale de fibres obliques de dedans en dehors et d'arrière en avant (o_1) ;

5° Une couche de muscles latéraux longitudinaux centraux (*lc*) ;

6° Une couche médiane de fibres obliques de dedans en dehors et d'avant en arrière (o_2) ;

7° Une couche de muscles latéraux longitudinaux périphériques (*lp*) ;

8° Une couche périphérique de fibres obliques, de dedans en dehors et d'arrière en avant (o_3) ;

9° Une gaîne résistante de tissu conjonctif (*C*).

Si maintenant l'on suit, en allant du centre à la périphérie, le plan de symétrie longitudinal du bras, on trouve seulement :

1° L'axe nerveux (*N*) ;

2° La gaîne de tissu conjonctif lâche (*C*) ;

3° Une couche de fibres transversales (*tra*) ;

4° Une couche de fibres longitudinales (*le* ou *li*) ;

5° La gaîne résistante de tissu conjonctif (*C*).

C'est-à-dire que l'on ne trouve plus qu'une seule couche de fibres longitudinales et aucune couche de fibres obliques.

Si l'on compare maintenant cette description avec celle qui a été donnée par Cuvier (1817) on en conclura :

1° Que « l'espace rhomboïdal de substance presque homogène » de cet auteur coïncide précisément avec les couches 3°, 4° et 6° ;

2° Que les « quatre segments rentrants de cercles striés fortement en rayons » ne sont que les muscles longitudinaux internes, externes et latéraux centraux ;

3° Que « la double tunique mince «, laquelle n'intéresse que les régions latérales, bien que Cuvier semble l'indiquer comme enveloppant le tout, coïncide avec les muscles longitudinaux périphériques et la couche oblique périphérique. Il convient d'ailleurs au sujet de cette dernière couche, de faire ici une remarque : l'étendue de la couche musculaire périphérique ne peut être précisée uniquement au moyen de dissections, et

même au moyen de coupes dont la coloration plasmatique est uniforme. Le tissu conjonctif étant, sauf dans la peau et autour de l'axe nerveux, réparti en couches extrêmement minces, on conçoit que ces couches minces ne puissent être soupçonnées, tout au moins délimitées avec précision, lorsque le tissu conjonctif n'est pas nettement différencié par un réactif colorant qui le fait ressortir au milieu des autres tissus. C'est ce qui arrive dans le cas qui nous occupe : l'examen de coupes transversales de bras, colorées par l éosine par exemple, permettrait rationnellement de supposer que la couche musculaire périphérique o_3 (fig. 2 et pl. I, fig. 2, 3, 5) enveloppe d'une façon continue toute la musculature intrinsèque du bras ; mais si l'on utilise pour colorer le cytoplasme des différents tissus, la picrofuchsine acide ou le picrocarmin d'indigo, le tissu conjonctif apparaît nettement coloré en rouge dans le tissu musculaire coloré en jaune, dans le premier cas ou en bleu, dans le tissu musculaire coloré en vert dans le second. On s'aperçoit alors qu'en réalité la couche oblique périphérique, telle qu'on aurait pu la considérer dans le cas des colorations plasmatiques uniformes, n'est pas une formation continue, et que certaines de ces régions sont en réalité constituées par des muscles extrinsèques *E* (fig. 2 et pl. I, fig. 3) à la musculature fondamentale du bras. Toutefois il est difficile de délimiter très exactement ce qui appartient à cette musculature extrinsèque *E* en raison du mélange de ses fibres avec celles de la musculature acétabulo-brachiale, dont il sera question plus loin. Il n'est donc pas surprenant que Cuvier ait pu croire à la continuité d'une enveloppe musculaire périphérique de fibres qu'il dénommait « annulaires » n'en ayant pas soupçonné l'obliquité.

Kölliker (**1849**) et de Siebold et Stannius (**1849**), ont également commis une erreur d'observation en ne considérant que trois couches musculaires dans la musculature intrinsèque du bras de *Tremoctopus carena* Vérany ; Verany et Vogt (**1852**) ont du reste accepté cette manière de voir : le fait exact est

qu'il n'existe aucune différence entre la musculature des *Philonexidés* et celle des *Octopidés* : la comparaison des coupes transversales pratiquées dans les bras de ces Céphalopodes est très probante à cet égard.

Colasanti (**1876**, p. 626-627) a du reste commis la même erreur dans son travail sur *Eledone moschata* lequel est du reste beaucoup mieux documenté que celui de Cuvier. Dans l'énumération des *muscles transversaux* du bras de cet Octopode, il dit : « Secondo, una tunica muscolare sottile la quale, verso la cute, limita il sistema della massa comune della musculatura, circoscrivendola completamente ». C'est du reste une autre des erreurs dans laquelle cet auteur est tombé que de considérer comme seule couche de muscles obliques celle que nous avons désignée plus haut sous le nom de couche de muscles obliques centraux. Les autres couches ont été considérées par lui comme transversales et l'examen des coupes pratiquées à travers le bras d'*Eledone moschata* montre cependant la grande analogie de cette musculature avec celle d'*Octopus vulgaris :* les mêmes couches y sont bien obliques dans les mêmes sens.

Enfin, il est impossible de passer sous silence l'erreur inexplicable commise par Jammes (**1904**, p. 298) dans les quelques lignes qu'il consacre à l'anatomie du bras de l'*Eledone moschata*. Cet auteur y indique la présence d'un axe formé « d'un squelette tendineux, inerte, à la surface duquel prennent insertion les muscles qui le meuvent ».

Ces considérations, exposées dans un ouvrage didactique, et sur lesquelles il est inutile d'insister, sont d'autant plus surprenantes qu'aucune assertion semblable n'a figuré dans toute la littérature scientifique.

La musculature intrinsèque du bras d'*Argonauta argo* Lin., et celle de *Tremoctopus carena* Vérany ne diffèrent pas de celle d'*Octopus vulgaris*. Niemiec (**1885**) qui a étudié la ventouse d'*Argonauta argo*, s'est complètement trompé sur la nature des faisceaux obliques qui appartiennent exclusivement à la musculature intrinsèque du bras. Il ne s'agit ici que des faisceaux

obliques médian et périphérique, l'auteur ne mentionnant rien quant à la couche musculaire oblique la plus centrale. L'énumération assez obscure d'ailleurs, des différentes parties de la musculature qui unit la musculature compliquée du bras à celle de la ventouse comporte en effet d'après lui (p. 71 et voir fig. 4 du présent texte) « un système de muscles asymétriques *oo*, qui vient de l'intérieur du bras, *et qui s'élève dans le col pour s'insérer dans les téguments*, à l'endroit même où sont situées les ventouses de l'autre rangée. Ces derniers possèdent un système semblable, mais formant la contre-partie du précédent »... Bien que nous n'ayons pas encore abordé la description du système nerveux du bras, et ses rapports exacts avec le systême nerveux de la ventouse, il est facile de comprendre à quelle erreur d'observation tient une telle opinion. Si l'on veut bien se reporter à la figure 2, qui est relative à l'*Octopus vulgaris*, on constate que de l'axe nerveux du bras partent des nerfs qui traversent en *k* la musculature brachiale pour en sortir au point précis où la musculature longitudinale interne cesse complètement pour faire place latéralement aux couches musculaires obliques latérales. Après avoir traversé la gaîne conjonctive *C*, ces nerfs se dirigent vers les ventouses et prennent sur les coupes transversales des directions variables, à cause de la rétraction inévitable que subissent les tissus sous l'action des fixateurs, et il a suffi que l'un de ces nerfs soit dans le prolongement des muscles obliques pour que Niemiec se soit cru autorisé à en donner l'interprétation précédente. L'examen des coupes transversales du bras de l'*Argonauta argo* m'a montré la disposition des muscles et des nerfs identiques à celle du Poulpe. Niemiec n'a d'ailleurs rien vu ni rien figuré de cette disposition des nerfs à travers la musculature. Les muscles dont il parle n'ont donc aucun rapport avec la musculature extrinsèque de la ventouse, contrairement à son affirmation.

En somme l'organisation de cette musculature intrinsèque du bras des Octopodes semble présenter une remarquable homogénéité ; il est toutefois nécessaire de faire remarquer

que certaines formes pélagiques présentent à cet égard une simplification considérable dans le nombre et l'arrangement des faisceaux musculaires : c'est ainsi que les Alloposidés ont une musculature bien différente de celle qui a été précédemment décrite. JOUBIN (**1900** *a*, pl. XI, fig. 11) a déjà figuré à propos d'*Alloposus mollis* Verill la disposition de la musculature transversale du bras de ce singulier Octopode. Il convient de com-

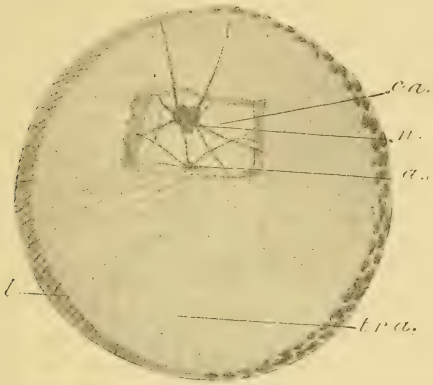


FIG. 3. Coupe schématique à travers le bras d'*Alloposus mollis* Verill. (Figure extraite du travai de JOUBIN (1900 *a*) Pl. V, fig. 15) et complétée par la représentation de la musculature longitudinale.
ca, canal axial; *n*, axe nerveux; *a*, artère; *tra*, musculature transversale; *l*, musculature longitudinale.

pléter ici cette description : indépendamment de cette musculature rayonnante, disséminée dans un hyaloplasme qui n'est que l'exagération du hyalopasme fondamental du tissu conjonctif intercalaire, il existe aussi une musculature longitudinale, mais très réduite, et disposée à la périphérie même du cylindre intrinsèque du bras, immédiatement sous la gaîne résistante de tissu conjonctif. C'est ce qui est représenté fig. 3 qui n'est que la reproduction complétée de la figure 15, pl. V, du travail de JOUBIN (**1900** *a*). Nous parlerons plus loin, à propos de certains Décapodes bathypélagiques, d'un état encore moins complexe de cette musculature brachiale.

2. — Musculature intrinsèque de la ventouse.

Cette musculature a été plus étudiée que celle du bras lui-même. Mais aucune des descriptions qui en ont été données n'est rigoureusement exacte.

La ventouse est un organe essentiellement musculaire, contrairement aux opinions formulées par Girod (**1884**) qui ne paraît pas avoir connu les travaux publiés avant lui sur ce sujet, et par Jammes (**1904**) qui considèrent tous deux ces organes comme essentiellement formés de tissu élastique. Cuvier (**1817**) qui n'a donné de la ventouse d'*Octopus vulgaris* qu'une description très insuffisante, Colasanti (**1876**), en ce qui concerne *Eledone moschata* et Owen (**1880**) en ce qui concerne *Enoploteuthis Cooki* Owen et *Plectoteuthis grandis* Owen, avaient cependant relaté la nature essentiellement musculaire de la cupule.

Cette cupule se compose de deux parties, l'*infundibulum I* (*le champ adhérent de* Colasanti) et la *chambre acétabulaire A* (le *champ aspirant* du même auteur) (pl. I, fig. 2). Ces deux parties sont essentiellement constituées par des fibres musculaires *fi*, *fa* de direction normale à l'épithélium qui les recouvre, et dont les noyaux sont très facilement visibles, contrairement à l'opinion de Girod (**1884**) qui dit n'avoir pu en constater la présence. C'est cet ensemble de fibres qui constitue ce que Niemiec (**1885**) appelle le système de fibres radiaires qu'il décrit chez *Argonauta argo*. Ce système de fibres radiaires est pénétré par un système de sphincters importants : le principal d'entre eux, le *sphincter principal SP* (fig. 2 et pl. II, fig. 2) est situé à la limite même de la chambre acétabulaire et de l'infundibulum ; les autres, plus petits, mais très nombreux, se répartissent en deux groupes : l'un, les *sphincters infundibulaires Si*, (pl. I, fig. 2) qui s'échelonnent jusqu'au bord même de l'infundibulum, séparés par des fibres radiaires, et tout contre la surface même ; l'autre, les *sphincters acétabulaires sa* (pl. I, fig. 2), situés entre les fibres radiaires de la chambre acéta-

bulaire et qui ne semblent pas avoir une position constante suivant les différentes espèces. Chez *Octopus vulgaris* et chez *Tremoctopus carena*, ils sont situés contre la membrane conjonctive qui limite profondément le système radiaire, ce qui coïncide avec les vues de Girod (**1884**) et de Niemiec (**1885**). Chez *Eledone moschata*, ils n'ont pas la même situation ; les coupes me les ont montrés dans l'épaisseur même des parois de la chambre acétabulaire.

Ici, il convient de préciser exactement l'anatomie de la ventouse au niveau du sphincter principal. Cette disposition n'a rien de constant, et il existe des différences à mettre en évidence entre *Octopus vulgaris* et *Argonauta argo*. Chez *Octopus vulgaris* les muscles radiaires n'ont pas, à cet endroit, la même disposition que partout ailleurs. En effet, si l'on prend une fibre radiaire quelconque dans la partie la plus évasée de l'infundibulum ou dans les parois ou le fond de la cupule, on observe que les deux extrémités de cette fibre sont très nettement fixées aux deux parties sous-épithéliale et profonde de la gaîne conjonctive C' qui enveloppe toute la cupule. Il n'en est pas de même au niveau du sphincter où les fibres musculaires décrivent un arc de cercle, en tous cas une ligne courbe, de sorte que les deux extrémités d'une même fibre s'insèrent sur le feuillet conjonctif sous-épithélial (pl. I, fig. 2). — Le sphincter principal est ainsi entouré par un anneau incomplet de fibres musculaires curvilignes. L'enveloppe conjonctive profonde n'arrive donc pas, ainsi que cela est indiqué par Girod (**1848**, pl. XX, fig. 3), au contact du sphincter dont les rapports ont été mal précisés par cet auteur. En effet, du côté de l'épithélium de l'infundibulum, le sphincter est directement en contact avec l'enveloppe conjonctive sous-épithéliale, et non séparé de lui par du tissu musculaire que l'auteur a faussement interprété comme tissu élastique. Colasanti (**1876**) n'est du reste pas plus précis à cet égard; il ne dit rien, il est vrai, de cette particularité de structure ; mais si l'on en juge par les figures qu'il donne de la ventouse d'*Eledone moschata*, il est facile de voir

qu'il n'a pas aperçu la véritable disposition des fibres radiaires enveloppantes du sphincter principal[1], en tous points semblables à ce qui existe chez l'*Octopus vulgaris*.

Chez *Argonauta argo*, la disposition est différente et la figure que NIEMIEC (**1885**, pl IV, fig. 1) en donne (fig. 4) est assez pré-

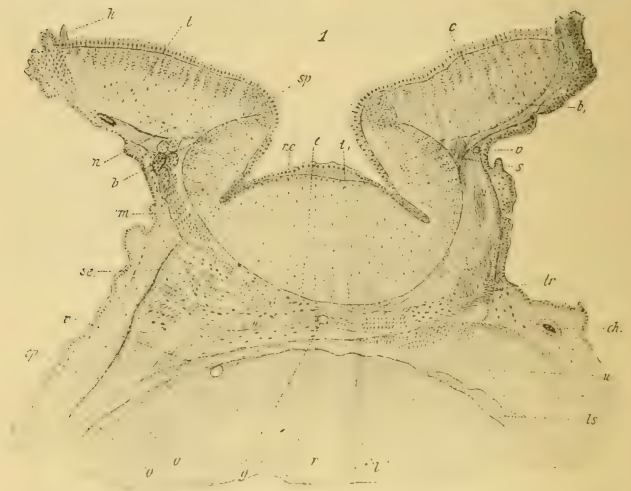


FIG. 4. Coupe transversale de la ventouse d'*Argonauta argo* Linné × 45 (d'après NIEMIEC); *t*, fibres transversales de l'infundibulum ; *c*, fibres circulaires de l'infundibulum ; *t*, fibres transversales du piston musculeux ; *e*, fibres rayonnantes du fond du piston ; *sp*, sphincter ; $b\,b_1$, faisceaux radiaires de l'infundibulum ; *s*, faisceaux rayonnants sous-infundibulaires ; *tr*, muscles rayonnés du col de la ventouse ; *se*, fibres circulaires du col ; *m*, muscles longitudinaux du col ; *l*, faisceaux longitudinaux du bras ; *r*, faisceaux radiaires du bras ; *ls*, faisceaux longitudinaux externes du bras ; *oo*, faisceaux obliques du bras ; *w*, muscles réunissant les deux rangées de ventouses ; *v*, vaisseaux sanguins ; *ep*, tissu dermique ; *ch*, chromatophore ; *g*, une partie du ganglion central ; *n*, nerfs ; *h*, crochets marginaux.

cise. D'une façon encore plus évidente que dans les Octopidés, le sphincter principal y peut être considéré comme formé par le rapprochement de plus en plus accentué des sphincters secondaires. L'enveloppe conjonctive de la ventouse ne présente pas non plus la même disposition que chez les Octopidés : elle parvient bien jusqu'au sphincter principal, mais se ramifie

à son contact pour le diviser en différents faisceaux conjonctifs. J'ai vérifié l'exactitude du fait chez *Argonauta argo*, et j'ai retrouvé le même caractère chez *Tremoctopus carena*.

Enfin, la ventouse comporte un système de muscles méridiens *m m* (pl. I, fig. 2), seulement observé par NIEMIEC (**1885**) chez l'Argonaute. Ces muscles pénètrent le système des muscles radiaires ; mais au niveau du rétrécissement infundibulo-acétabulaire, le passage paraît s'effectuer de diverses façons suivant les espèces considérées. Les fibres méridiennes, qui partent en formant un ensemble radié du point où l'axe de la ventouse perce la partie profonde des muscles radiaires de la chambre acétabulaire, remontent vers le sphincter principal, s'appuient chez *Octopus vulgaris* et chez *Eledone moschata* contre l'angle formé par la gaîne conjonctive profonde au niveau du récrécissement cupulaire, continuent leur trajet en entrecroisant toujours méridiennenemt et profondément les fibres radiaires de l'infundibulum, et s'insèrent enfin sur le feuillet conjonctif profond, en ne dépassant pas le point précis où le feuillet devient sous-épithélial. Cette disposition, en ce qui concerne le passage des fibres au niveau du récrécissement, est donc différente de celle que NIEMIEC (**1885**) signale chez *Argonauta argo* où ces fibres traversent nécessairement le feuillet conjonctif de séparation des parois de l'infundibulum et de la chambre acétabulaire.

Chez les Alloposidés, il existe encore des caractères très particuliers qui font de la ventouse une cupule moins étranglée que chez les autres Céphalopodes. La description donnée par JOUBIN (**1900** *a*, p. 31) de la ventouse d'*Alloposus mollis* mérite d'être complétée. En plus des particularités signalées dans ce travail, on y constate (pl. III, fig. 26) la présence du réseau musculaire méridien, et surtout l'absence de sphincter principal. Au point correspondant, c'est tout à peine si les sphincters acétabulaires, se serrent un peu plus les uns contre les autres, pour devenir de plus en plus insignifiants sous le feuillet conjonctif sous-épithélial de la chambre. Conformément à ce qui se

passe chez les autres Octopodes, les sphincters infundibulaires, très faibles, sont rapprochés du feuillet conjonctif sous-épithélial. L'absence de sphincter principal chez les Alloposidés explique la conformation particulière de leur ventouse, toujours subcylindrique, et à rétrécissement insignifiant à la place qu'il devrait rationnellement occuper.

Dans tous les cas, l'enveloppe conjonctive très résistante et très mince qui enveloppe le système musculaire intrinsèque de la ventouse, ne fait jamais défaut.

3. — Muscles extrinsèques au bras et a la ventouse.

Ce sont eux qui assurent l'extrême mobilité de la ventouse Ils forment un ensemble extrêmement compliqué que des coupes transversales ou longitudinales ne suffisent pas à mettre en lumière. C'est du reste pour s'être borné à l'examen exclusif de coupes transversales, que les auteurs qui ont essayé d'en donner un aperçu plus complet que celui qu'en a donné Cuvier (1817) ont fait des erreurs manifestes.

On peut répartir ces muscles en plusieurs groupes :

1° Ceux qui rattachent la musculature de la ventouse à la peau (*musculature acétabulo-cutanée*) ;

2° Ceux qui rattachent la musculature intrinsèque de la ventouse à la musculature intrinsèque du bras (*musculature acétabulo-brachiale*) ;

3° Ceux qui n'appartiennent à aucune de ces deux musculatures (*musculature annulaire extrinsèque*).

A. Musculature acétabulo cutanée.

Elle est constituée par deux groupes de muscles bien distincts.

a. Un système de muscles (*muscles marginaux*) *m* (pl. I, fig. 2) s'insérant au bord même du feuillet conjonctif sous-épithélial de l'infundibulum, et s'écartant dans toutes les directions pour se perdre dans le tissu conjonctif lâche qui constitue

le derme du tégument dans le voisinage de la ventouse, ou s'insèrer sous l'épithélium.

b. Un deuxième système de muscles (*muscles radiaires sous-infundibulaires*) *m s i* (pl. I, fig. 2) s'insérant contre la membrane conjonctive profonde de la cupule, dans le voisinage du rétrécissement qui la sépare de l'infundibulum, et qui vont ensuite s'entrecroiser avec les précédents et se perdre ou s'insérer dans le voisinage même de l'endroit où ceux-ci prennent naissance.

B. Musculature acétabulo-brachiale.

Les rapports des muscles qui forment cet ensemble compliqué sont difficiles à mettre en évidence ; cependant, en s'aidant à la fois des dissections et des coupes, on arrive à considérer pour chaque ventouse différents faisceaux musculaires presque tous assimilables à des cônes, dont les sommets sont contigus à la gaîne conjonctive de la musculature intrinsèque du bras, et dont les génératrices s'insèrent contre le feuillet conjonctif profond servant d'enveloppe à la musculature de la ventouse. Ces cônes musculaires sont au nombre de quatre, et les fibres musculaires qui les constituent sont d'autant plus serrées les unes contre les autres que les différentes régions de leur ligne d'insertion sur l'infundibulum sont plus rapprochées du sommet du cône auquel elles appartiennent (figure schématique 5).

Fig. 5. Figure montrant la disposition schématique des fibres musculaires d'un faisceau conique acétabulo-brachial d'Octopode.

En suivant le bras de la base vers l'extrémité, après dissection de fragments de bras dont on a dissous le tissu conjonctif dermique, soit par l'action d'une solution de potasse à 10 % ou par l'action de l'acide azotique à la même concentration, et après orientation de l'axe longitudinal du bras de telle façon que sa partie basilaire soit à gauche, et sa partie distale à droite,

on trouve chez *Octopus vulgaris* qu'à chaque ventouse correspond : (pl. II, fig. 20 et pl. III, fig. 22) :

a. Un faisceau latéral postérieur *fp* ;

b. Un faisceau latéral antérieur *fa* ;

c. Un faisceau intérieur *fi* ;

d. Un faisceau extérieur *fe*.

On ne peut avoir une idée exacte de l'arrangement de ces différents faisceaux musculaires, que par l'étude simultanée de leur groupement par rapport à quatre ventouses, deux de ces ventouses étant consécutives sur l'une des rangées du bras, les deux autres consécutives sur l'autre rangée, l'une de ces dernières alternant avec les deux premières ventouses considérées. Si l'on numérote ces ventouses par les indices 1, 2, 3, 4 en passant de l'une des rangées à l'autre et en suivant le bras dans la direction de la base vers l'extrémité ; si, d'autre part, on désigne par fp_n, fa_n, fi_n, fe_n les quatre faisceaux musculaires qui rattachent la cupule d'indice *n* à la musculature intrinsèque du bras, on constate :

1° Que le faisceau antérieur de chaque ventouse (fig. 6) se dirige obliquement d'arrière en avant vers le plan longitudinal médian du bras, et s'insère sur la gaîne conjonctive de celui-ci, en passant au-dessous du faisceau postérieur et du faisceau interne de la ventouse immédiatement voisine, et représentée par le chiffre consécutif supérieur de même parité que celui de la ventouse considérée. C'est ainsi que le faisceau antérieur fa_1, de la ventouse 1, passe au-dessous des faisceaux postérieurs fp_3 et interne fi_3. de la ventouse 3, mais au-dessus des deux parties fi_2 *a* et fi_2 *p* du faisceau interne fi_2 de la ventouse 2 ;

2° Que le faisceau musculaire interne de chaque ventouse s'insère sur la tunique conjonctive du bras, mais de l'autre côté du plan longitudinal médian de ce dernier par rapport à la ventouse considérée. Ce faisceau, qui est unique dans la région la plus rapprochée des cupules, se divise en deux parties en s'entrecroisant avec certains faisceaux des ventouses de la rangée oppposée, et qui sont : le faisceau antérieur de la ventouse

représentée par le chiffre immédiatement inférieur à celui de la ventouse considérée, et le faisceau postérieur de la ventouse représentée par le chiffre immédiatement supérieur. C'est ainsi que le faisceau interne fi_2 de la ventouse 2, se divise en deux parties, l'une antérieure $fi_2\ a$, qui passe au-dessous du faisceau postérieur fp_3 de la ventouse 3, mais au-dessus du faisceau

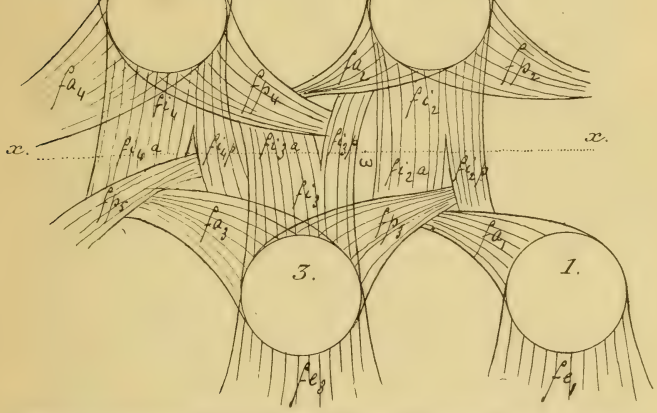


FIG. 6. Disposition schématique de la musculature acétabulo-brachiale de quatre ventouses consécutives chez *Octopus vulgaris* Lam.
fa, faisceaux antérieurs ; *fp*, faisceaux postérieurs ; *fi*, faisceaux internes ; *fe*, faisceaux externes; ω centre de symétrie ; *xx*, axe longitudinal du bras.

antérieur fa_1, de la ventouse 1 ; l'autre postérieur $fi_2\ p$, qui passe au-dessus du faisceau postérieur fp_3 de la ventouse 3, mais au-dessous du faisceau antérieur fa_1, de la ventouse 1.

Les différentes fibres de ces deux parties s'insèrent sur la musculature intrinsèque du bras, au-dessous des fibres des faisceaux musculaires externes fe_3 et fe_1, des ventouses 3 et 1 ;

3° Que le faisceau postérieur de chaque ventouse se dirige obliquement et d'avant en arrière vers le plan médian longi-

tudinal du bras, passe au-dessus du faisceau antérieur de la ventouse immédiatement voisine et représentée par le chiffre consécutif inférieur de même parité que celui de la ventouse considérée, puis au-dessus de la partie antérieure, et au-dessous de la partie postérieure du faisceau interne de la ventouse représentée par le chiffre consécutif inférieur à celui de la ventouse considérée. C'est ainsi que le faisceau postérieur fp_3 de la ventouse 3 passe au-dessus du faisceau antérieur fa_1, de la ventouse 1, au-dessus de la partie antérieure $fi_2\,a$ et au-dessous de la partie postérieure $fi_2\,p$ du faisceau interne fi_2 de la ventouse 2 ;

4° Que le faisceau externe de chaque ventouse fe_4 (Pl. III, fig. 22) s'insère sur la musculature intrinsèque du bras, en entrecroisant ses fibres avec celles de la musculature interbrachiale dont il sera question plus loin. Les fibres les plus antérieurement placées des muscles externes passent dans l'intervalle des faisceaux musculaires postérieur et externe de la ventouse de même parité dont l'indice est consécutif et supérieur à celui de la ventouse considérée. Les fibres les plus antérieures de ce faisceau externe s'insèrent donc au-dessous des fibres les plus postérieures du faisceau externe de la ventouse antérieurement placée et immédiatement voisine. C'est ainsi que les fibres antérieures du faisceau externe fe_3 de la ventouse 3, passent entre les faisceaux postérieur fp_5 et externe fe_5 de la ventouse 5, les fibres antérieures du faisceau fe_3 croisant au-dessus d'elles les fibres postérieures du faisceau fe_5.

L'examen du schéma représenté fig. 6 nous montre que l'ensemble de ces muscles est symétrique par rapport à un centre ω situé dans le plan médian longitudinal du bras, entre les faisceaux internes de deux ventouses consécutives de parité différente. Ce point ω est en effet le centre de symétrie de différents muscles que l'on peut ainsi grouper :

1° Le faisceau fa_1 et le faisceau fp_4 ;

2° Le faisceau fa_2 et le faisceau fp_3 ;

3° Les faisceaux fi_2 et fi_3 ($fi_2\,a$ et $fi_3\,p$, $fi_2\,p$ et $fi_3\,a$) ;

4° Les faisceaux fe_2 et fe_3, et fe_1 et fe_4.

Cette disposition très compliquée des muscles d'un groupe de quatre ventouses, est constante dans toute la longueur du bras, quel que soit l'ordre de numérotage des quatre ventouses successives à condition de les prendre alternativement sur chacune des rangées du bras. Elle représente donc la loi d'arrangement et de succession des différents muscles qui réunissent le bras aux ventouses.

Du côté des cupules, ces différents muscles s'insèrent sur le feuillet conjonctif profond qui enveloppe toute la musculature acétabulaire ; mais les différentes fibres ne s'insèrent pas toutes au même niveau, et l'ensemble musculaire forme un lacis très serré de fibres s'enchevêtrant d'une façon régulière et s'insérant sur la cupule à des niveaux très rapprochés. Certains muscles (pl. I, fig. 2) s'insèrent sur l'infundibulum, au-dessus du sillon, qui le sépare profondément de la cupule, et certains autres sur la cupule elle-même, dans le voisinage de ce même sillon circulaire.

C. Musculature annulaire extrinsèque.

Cette musculature ne comprend qu'un seul système de muscles annulaires. Ces muscles, afin de ne pas nuire à la clarté des dessins des planches II et III n'y ont pas été représentés, mais ce sont eux qui sont représentés en *ma* (fig. 2 et pl. I, fig. 2). On voit qu'ils enserrent l'ensemble des muscles extrinsèques s'insérant à la fois sur le bras et la ventouse. Ils forment dans leur ensemble un tronc de cône dont la grande base est rapprochée de la musculature brachiale, et la petite base rapprochée de la ventouse.

A côté de ces trois systèmes musculaires, il convient, pour être complet, de signaler les particularités suivantes :

1° Il semble exister également, dans la musculature acétabulo-brachiale des Octopodes, un système de muscles que nous trouverons beaucoup plus développé et beaucoup plus typique

chez les Décapodes : c'est la *musculature radiaire*. Il est très difficile toutefois d'affirmer son existence pour plusieurs raisons. D'abord, elle serait tout à fait réduite et ne consisterait qu'en quelques brides musculaires, de direction transversale sur les coupes, qui traverseraient les cônes musculaires dans l'intervalle de leurs fibres, et qui se limiteraient à l'anneau musculaire extrinsèque. Ensuite il est fort difficile de distinguer ces fibres de certains trajets nerveux qui seront mentionnées en leur temps au cours de ce travail. Enfin ne seraient-elles pas, du moins certaines d'entre elles, le résultat d'une confusion avec certaines fibres des cônes musculaires sectionnées et rendues transversales par suite de la contraction résultant de l'action des fixateurs ? Ces fibres correspondraient à celles que Colasanti (**1876**) a si mal précisées chez l'*Eledone moschata* et à celles que Niemiec (**1885**) a si mal définies chez l'*Argonauta argo*. A l'égard de ces deux espèces, je ne puis que répéter textuellement ce que je viens de dire à propos de l'*Octopus vulgaris* ;

2° Enfin, il faut mentionner une formation musculaire particulière (*muscle brachial extrinsèque E*, fig. 2 et pl. I, fig. 3) qui, extrinsèque par rapport au bras, n'a cependant que des rapports éloignés avec la musculature acétabulo-brachiale. Il s'agit d'une couche musculaire de fibres transversales, accolées contre la gaîne conjonctive du bras, et qui suit rigoureusement la surface courbe que celle-ci forme dans sa convexité externe. Cette masse musculaire entre en rapport avec les faisceaux musculaires coniques qui relient le bras et la ventouse; elle entre même en connexion avec la couche musculaire intrinsèque superficielle, et, en effet, il est facile de constater que sur les coupes transversales, la gaîne conjonctive du bras semble s'effacer à peu près complètement et qu'il existe à ce niveau une fusion des fibres musculaires intéressant les trois groupes de muscles précédemment mentionnés. La même particularité se retrouve chez d'autres Octopodes, au moins chez *Eledone moschata*, et c'est peut-être là une des raisons qui, chez

cet animal, ont fait supposer à JAMMES (**1904**) la présence d'un « muscle en sangle » dont l'existence n'a rien de réel.

La musculature de l'*Eledone moschata* est tout à fait comparable à celle de l'*Octopus vulgaris* bien qu'on serait tenté de supposer chez ces animaux l'existence d'une disposition musculaire différente. On sait, en effet, que la seule différence générique qui existe entre les genres *Eledone* Leach et *Octopus* La-

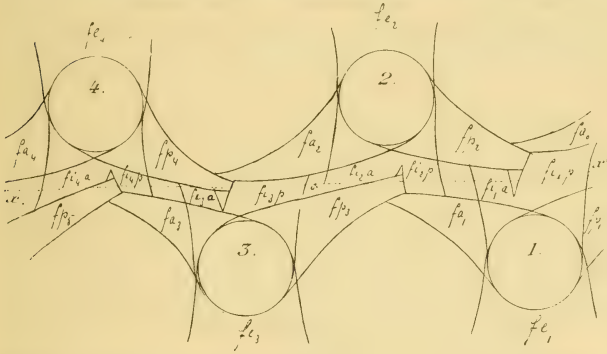


FIG. 7. Figure schématique établissant la transition entre la musculature d'*Octopus vulgaris* et celle d'*Eledone moschata*.
(Mêmes lettres que précédemment).

marck réside dans ce fait que les premiers ne possèdent qu'une seule rangée de ventouses, dans toute la longueur du bras, tandis que les seconds en possèdent deux. Or, si l'on dissèque avec soin la musculature d'un *Eledone*, on tombe exactement sur les mêmes muscles et sur la même disposition que chez le Poulpe. Il est facile de passer de l'une des dispositions à l'autre. En partant du schéma représenté fig. 6, et qui est relatif à l *Octopus vulgaris*, et en supposant que l'on écarte les ventouses en les rapprochant en même temps de la ligne $x\,x'$ qui représente la position de projection de l'axe longitudinal du bras, et en diminuant d'importance les faisceaux musculaires latéraux antérieur et postérieur de chaque ventouse, on arrive à la disposition

représentée fig. 8, qui représente exactement la disposition musculaire des bras des Eledones. Cette disposition se saisit beaucoup mieux, si au lieu de passer directement de la fig. 6 à la fig. 8, on passe d'abord par la figure intermédiaire 7, qui n'est établie que pour marquer une transition dans la réalisation du mouvement indiqué ; on constatera que, dans ce cas, le faisceau externe de chaque ventouse (défini comme nous l'avons indiqué chez l'*Octopus vulgaris* se trouvera renforcé, par le faisceau musculaire latéral postérieur, et par le faisceau musculaire latéral antérieur de la ventouse considérée. Deux ventouses consécutives auront donc tendance à s'écarter à l'état

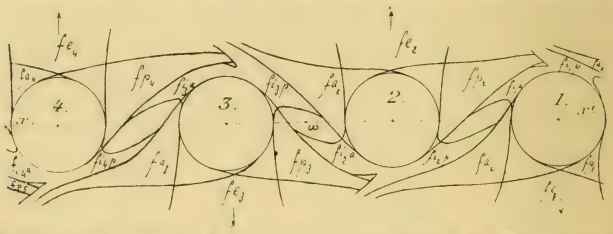


Fig 8. Disposition schématique de la musculature acétabulo-brachiale chez *Eledone moschata*. (Mêmes lettres que précédemment).

de contraction maximum des muscles qui s'y attachent, car ce sont précisément les muscles extérieurement situés qui sont les plus puissants, et sous l'influence de leur contraction simultanée, les deux ventouses prendront une disposition rappelant celle des ventouses du Poulpe. On trouve une vérification expérimentale de ce fait sur des fragments de bras rapidement fixés et chez lesquels la contraction musculaire s'est effectuée très vite. La fig. 27 (pl. III) qui représente une photographie de fragments de bras d'*Eledone moschata* fixés par la liqueur de Bouin, montre parfaitement cette alternance.

Les genres *Eledone* et *Octopus* sont donc extrêmement voisins, l'un d'eux pouvant être considéré comme dérivant de l'autre, soit par un écartement plus grand des ventouses, soit par leur rapprochement, suivant que la forme archaïque an-

cestrale d'où dérivent ces deux genres se rapprochait plus, soit du genre *Eledone*, soit du genre *Octopus*. Ces vues, quant à la parenté étroite qui unit ces deux genres, basées sur des faits purement anatomiques, s'harmonisent donc pleinement avec les faits que Joubin (**1905** *a*, et **1906**) a signalés récemment sur deux nouvelles espèces d'*Eledone*, *Eledone Charcoti* Joubin et surtout *Eledone Turqueti* Joubin, ce phénomène de l'alternance des ventouses l'ayant fait hésiter beaucoup quant à la place à attribuer à ces animaux dans la systématique.

Chez les Octopodes pélagiques, du moins chez les Alloposidés, il n'est plus possible de distinguer quoi que ce soit quant à la disposition en faisceau de la musculature extrinsèque de la ventouse. La seule chose observable est qu'il existe un système de fibres musculaires, s'insérant d'une part sur la cupule, et de l'autre sur la gaîne conjonctive du bras ; ces fibres sont assez écartées les unes des autres, et disposées autour de la ventouse comme les rayons d'une roue autour du centre de cette dernière. Les coupes transversales de la ventouse indiquent la présence de fibres musculaires entrecroisées au-dessous de celle-ci. La musculature extrinsèque est donc infiniment moins développée que chez les Octopodes littoraux.

Si l'on compare maintenant la description précédente avec les différentes descriptions qui ont été données de cette musculature, on constate qu'elle diffère par de nombreux points avec les résultats antérieurement publiés.

Cuvier (**1817**, p. 11) avait constaté que « chaque ventouse est munie de fibres extrinsèques, qui, après avoir embrassé la gorge, s'écartent en cinq ou six faisceaux pour se fixer à la surface du pied, en s'entrelaçant soit avec les faisceaux des ventouses voisines, soit avec les fibres de la couche interne de la membrane d'entre les pieds ». C'est de toute la littérature la seule assertion qui, ainsi qu'on peut en juger, est la moins sujette aux critiques, précisément parce qu'elle est à la fois exacte et incomplète.

Colasanti (**1876**) n'entre pas dans beaucoup de détail au sujet de l'*Eledone moschata* et la figure 3_a de son mémoire atteste suffisamment qu'il a fort mal vu l'arrangement de la musculature brachiale, bien semblable à celle du Poulpe. Il envisage même ces muscles comme peu puissants : (p. 628) : « sono soltanto dei muscoli molto deboli e sottili quelli che fanno la connessione fra la sostanza muscolare del braccio e le ventose e che sono incaricati della funzione di eseguire quel piccolo spostomento lungo lateralmente al braccio spostomento che è necessario per portare questi organi nel luogo piu favorevole per l'effetto mecanico della loro azione. »

P. Girod (**1884**) ne précise pas le mode d'insertion des muscles sur l'enveloppe conjonctive profonde de la ventouse d'*Octopus vulgaris ;* il croit, ce que je ne puis partager, que certains muscles viennent se confondre avec les fibres profondes du tégument, assertion due à ce que les coupes transversales du bras coupent nécessairement certaines brides musculaires obliquement par rapport à la direction de leurs fibres, de sorte qu'inévitablement de semblables muscles paraissent se perdre dans le tissu conjonctif dermique. Bref, il n'existe pas, ainsi que l'indique l'auteur, « un cylindre musculaire s'insérant dans la rainure de la cupule et se portant vers la masse centrale du bras », pas plus qu'il n'existe « de cupule contractile doublant la cupule élastique et se trouvant inclus dans le cylindre précédent ». Il n'y a de musculature que celle qui est formée par l'entrecroisement des brides musculaires formant les génératrices des différents cônes précédemment indiqués.

Enfin Niemiec (**1885**) dans son travail sur *Argonauta argo* considère dans cette musculature six systèmes de muscles dont l'énumération doit être reproduite ici (fig. 4).

« 1° Muscles radiaires dans la partie basale du col qui s'attachent à sa peau et qui sont les prolongements des faisceaux annulaires externes du bras (*tr*) ;

« 2° Muscles longitudinaux du col qui prennent origine dans la musculature sous-cuticulaire du bras, et s'insèrent

sur les parois de l'infundibulum. Leur disposition est remarquable surtout chez les ventouses à col long ;

« 3° Muscles circulaires (*se*) ;

« 4° Muscles longitudinaux internes, croisés en forme de X, qui longent les parois de la chambre acétabulaire et qui s'enfoncent dans l'angle opposé du sphincter ;

« 5° Muscles radiaires sous-infundibulaires (*s*) qui, insérés au bord de l'infundibulum, s'étendent au-dessous de celui-ci et se fixent à la paroi supérieure de la chambre acétabulaire ;

« 6° Un système de muscles asymétriques (*o*, *o*)... », à la suite duquel il est inutile de continuer la citation, puisque nous avons déjà dit précédemment ce qu'il en était véritablement de ces muscles. (Voir page 46) ».

Le système musculaire de l'*Argonauta argo* n'est pas facile à étudier sur des dissections, en raison de la petitesse des ventouses et des bras, comparée aux dimensions de ces mêmes organes chez le Poulpe. Aussi est-il difficile de se faire une idée exacte du nombre des cônes musculaires qui s'attachent aux ventouses. Mais ces cônes existent, et si, quant à leur nombre, vraisemblablement identique à celui qu'on trouve chez le Poulpe, on ne peut rien affirmer, les coupes montrent que l'anatomie est comparable chez les deux Céphalopodes, ainsi que Niemiec en convient lui-même (p. 69). Si l'on part de cette similitude d'organisation, et si l'on veut se rendre compte de l'existence des six systèmes de muscles énumérés par l'auteur, on ne trouve pas facilement à homologuer avec les muscles que j'ai précédemment décrits les muscles des groupes 1 et 2, ce qui tient vraisemblablement à l'absence de définition précise des termes employés ; l'assimilation des muscles du groupe 3 aux muscles annulaires qui circonscrivent la musculature toute entière ne laisse aucun doute, pas plus que celle des muscles du groupe 5, à ceux que nous avons précédemment décrits dans le paragraphe *b*. (Musculature acétabulo-cutanée, voir p. 53). Enfin, la présence des muscles du groupe 4 dont

NIEMIEC fait un cas particulier, est facile à interpréter d'après ce que nous avons dit precédemment.

En résumé, malgré la grande complexité de cet appareil musculaire extrinsèque, il est facile d'en avoir une conception claire sans y chercher la grande complication que les auteurs tels que GIROD (**1884**) et NIEMIEC (**1885**) ont cru y avoir observée Les interprétations de ces auteurs tiennent surtout à ce qu'ils les ont basées sur l'observation exclusive de coupes transversales du bras. Sans parler même des dissections qui sont ici absolument nécessaires, l'étude des coupes longitudinales seule pouvait les mettre en garde contre leurs façons respectives de voir. J'ajouterai ici que toutes ces observations, incomplètes ou erronées, étaient cependant plus exactes que les récentes affirmations de JAMMES (**1904**) qui indique chez l'*Eledone moschata* un « *muscle en sangle* », continu, qui entoure complètement la musculature intrinsèque du bras, et donne au niveau de chaque ventouse un épanouissement musculaire qui englobe la périphérie de la cupule, et qui est séparé d'elle par une région que l'auteur ne dénomme pas, et que l'on peut exclusivement interpréter comme un espace vide..... De semblables considérations sont tout à fait contraires à la réalité.

4. — MUSCULATURE INTERBRACHIALE.

Cette musculature est également très importante chez les Octopodes. CUVIER (**1817**) a seul tenté d'en donner une description chez *Octopus vulgaris*, mais les considérations qu'il expose ont besoin d'être revues et complétées.

La musculature interbrachiale est en effet, beaucoup plus complexe que ne l'a indiqué CUVIER. Elle comprend deux séries de muscles : des muscles transversaux et des muscles longitudinaux, ces dénominations n'étant strictement applicables, si l'on tient compte de la disposition véritable, que vers la base du système tentaculaire. En effet, les bras étant beaucoup plus longs que la membrane interbrachiale dans la partie médiane

de chacun des intervalles brachiaux, on conçoit que les fibres qui réunissent leurs extrémités, ne soient plus en réalité transversales, puisque pour aller de l'extrémité d'un bras à l'extrémité du bras voisin, elles suivent le bord curviligne de la membrane, et se maintiennent ainsi subparallèles aux bras pendant une grande partie de leur parcours. De même les fibres longitudinales, qui le sont nettement au milieu de la membrane, tendent à acquérir une direction oblique d'autant plus voisine de la transversalité que l'on s'approche plus de l'extrémité du bras. La disposition des fibres transversales est indiquée (pl. II, fig. 21), dans l'angle *A* où la musculature longitudinale a été supposée enlevée. Cette dernière musculature au contraire a été laissée dans sa situation naturelle dans l'angle *B* de la même figure.

a. Musculature transversale. — Pour en bien comprendre la disposition, il est nécessaire de se limiter à l'un quelconque des angles formés par deux bras consécutifs. Du côté externe, après enlèvement de la peau, on constate sur chacun des bras une ligne blanche *bb* de part et d'autre de laquelle les fibres musculaires s'y insérant, qu'elles soient longitudinales ou transversales, s'écartent en divergeant. Dans la région basilaire de la membrane, les fibres transversales *t* ont une direction normale ou presque normale à cette ligne et chacun des paquets de fibres qu'elles forment par leur réunion se divise vers le milieu de l'angle considéré pour envoyer des fibres dans deux directions très différentes : les unes prennent une direction symétrique de leur direction d'origine par rapport à la bissectrice de l'angle des deux bras pour rester contiguës aux fibres de même nature qui partent de la ligne d'insertion externe du bras voisin ; les autres changent de direction, passent à l'intérieur du cône tentaculaire et viennent s'insérer sur la partie supérieure de la gaîne conjonctive de la musculature intrinsèque de l'autre bras, en entrecroisant régulièrement les paquets qu'elles forment avec ceux qui constituent les muscles externes de chaque ventouse (pl. III, fig. 22). Cette disposition est naturellement la même si l'on suit les fibres transversales en partant

de l'autre bras, de sorte que, au niveau de l'entrecroisement des muscles, il se produit un véritable chiasma musculaire dont le schéma est identique au schéma classique du chiasma optique des Vertébrés (fig. 9). En désignant par *i* et *i'* les muscles transversaux internes, on voit que chacun de ceux-ci est toujours exclusivement formé par des fibres musculaires provenant de la ligne médiane externe du bras voisin. Les muscles transversaux externes *e*, *e'* renferment au contraire les deux sortes de fibres. Les chiasmas musculaires successifs, qui sont très facilement visibles dans la partie basilaire de chaque angle du cône tentaculaire, sont de moins en moins nets à mesure que l'on se rapproche du bord de la membrane correspondant à son plus faible rayon de courbure, à tel point qu'ils disparaissent complètement dans le voisinage immédiat de ce point précis. La série de ces chiasmas, de plus en plus insaisissables, correspond à l'entrecroisement des fibres s'insérant sur les régions les plus terminales des bras et dont la transversalité anatomique est masquée par une pseudo-longitudinalité apparente. Chaque bras possède donc ainsi, vers l'intérieur de chaque angle du cône tentaculaire, une crête de fibres musculaires qui paraissent transversalement coupées sur les coupes transversales du bras (fig. 2, *i*) et qui distendent d'autant plus les téguments à cet endroit que l'écartement des deux bras consécutifs tend à s'exagérer de plus en plus.

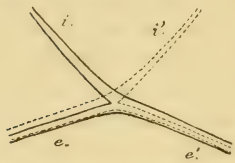


Fig. 9. Disposition schématique de la musculature transversale interbrachiale, au niveau des chiasmas musculaires, chez *Octopus vulgaris*; *ee'* région externe des fibres; *ii'*, région interne des fibres.

Un fait qu'il importe de remarquer à propos de ces couches musculaires transversales est que les couches internes et externes de cette musculature se rapprochent les unes des autres, au point de se superposer dans les régions terminales des bras. C'est ainsi qu'à la base du bras, l'espace de section triangulaire limité par la musculature intrinsèque du bras, et les muscles interbrachiaux internes et externes se réduira de plus en plus

en hauteur et s'affaiblira à tel point que dans les coupes analogues à celle que représente la figure 2, il se réduit à l'espace très faible compris entre la série des muscles *i* d'une part, celle des muscles *e* d'autre part, et la capsule conjonctive *C* de la musculature intrinsèque du bras. C'est cet espace qui a été supposé ouvert (pl. II, fig. 21), l'écartement des deux parties de la musculature transversale laissant à nu le cylindre musculaire intrinsèque du bras. Cet espace triédral et rempli de tissu conjonctif collagène, laisse passer entre autres vaisseaux l'une des veines latérales *v* (fig. 10) qui longent le bras du Céphalopode.

b. Musculature longitudinale. — Cette musculature est superposée à la première, et est constituée par des fibres ayant

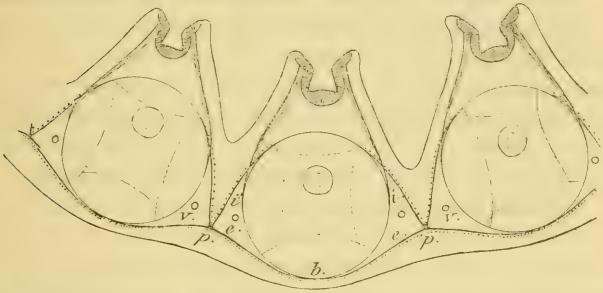


Fig. 10. Coupe transversale schématique intéressant trois bras consécutifs d'*Octopus vulgaris* Lam. et montrant la disposition de la musculature interbrachiale.
b, ligne médiane externe de la musculature intrinsèque du bras ; *ee* régions externes et *ii*, régions internes des fibres transversales ; la situation des fibres longitudinales est indiquée par les points ; *v*, veine ; *p*, tégument.

une direction sensiblement normale aux fibres des couches précédentes. Ces muscles s'insèrent entre les points d'insertion des muscles transversaux, et sont répartis extérieurement et intérieurement à ces muscles, en une couche très mince, dont les fibres sont très écartées et s'écartent d'autant plus qu'on les considère dans le voisinage des plus petites ventouses. Leur situation est nettement indiquée en *l*, (pl. II, fig. 21) et en *mil* (pl. III, fig. 22). Elles ne l'ont pas été sur la coupe transver-

sale (fig. 2) où leur recherche présente du reste la plus grande difficulté, et est même impossible, en raison de leur rapprochement avec celles de la couche transverse. Sur la coupe transversale du bras, les fibres sont en effet toutes transversalement coupées, et il est impossible de dire ce qui appartient à l'une ou à l'autre de ces musculatures. La disposition schématique de tous ces muscles interbrachiaux a d'ailleurs été représentée (fig. 10). Les muscles transversaux y sont indiqués par des traits pleins, les points *p* représentant les lignes d'appui des chiasmas successifs; les muscles longitudinaux y ont été représentés par une seule ligne de points indiquant avec précision leurs positions respectives. En *v*, on voit la situation des veines latérales par rapport aux divers points de l'ensemble.

Quelle que soit d'ailleurs la disposition des fibres musculaires, la musculature interbrachiale a, dans l'intervalle de deux bras consécutifs, la forme d'un V dont le sommet est considérablement renforcé. Les deux branches de ce V ne sont pas pourvues d'une musculature de même force et c'est cette disposition spéciale qui permet d'expliquer la nature du mode d'enroulement des bras de l'*Octopus vulgaris* à l'état de repos.

L'animal étant orienté, de manière que sa face dorsale soit visible à l'observateur, la tête en haut, les bras peuvent (et c'est là d'ailleurs une convention universellement adoptée) être répartis en deux groupes : le groupe droit formé par les quatre bras situés à droite et le groupe gauche, formé par les quatre bras du côté opposé. Ces deux groupes ont une musculature rigoureusement symétrique par rapport au plan de symétrie de l'animal.

Considérons le groupe droit, par exemple : chacun des bras est réuni à ses voisins par des muscles appartenant aux deux espaces interbrachiaux dont il forme la séparation. Or la musculature interbrachiale qui forme la branche *b* (fig. 11) du V musculaire adjacent à l'un quelconque des bras et qui est située à sa droite, est plus forte que la branche *b′* du V musculaire adjacent située à sa gauche, laquelle est en rapport

avec le bras considéré. Les musculatures situées de part et d'autre d'un bras sont donc d'importances très inégales, et il en résulte qu'il y aura tendance naturelle à l'entraînement de l'extrémité du bras, du côté le plus richement musclé, c'est-à-dire qu'il y aura déplacement de cette extrémité de la gauche vers la droite, et seulement dans ce sens ; la musculature la plus

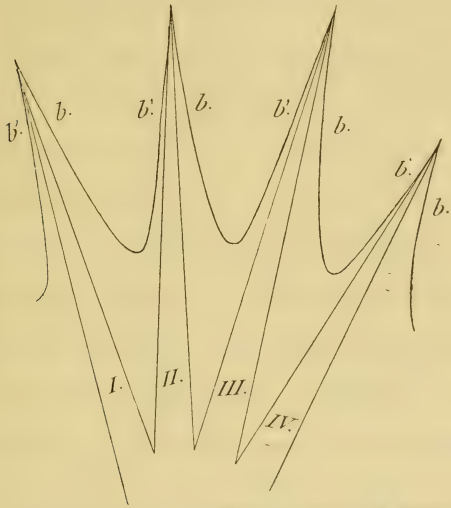


Fig. 11. Figure schématique montrant les différences d'importance des faisceaux des muscles interbrachiaux afférents à chacun des bras.

forte entraînera dans son mouvement la musculature la plus faible, et comme la zone de déplacement suivant un cercle de l'extrémité du bras supposé rectiligne est nécessairement limitée, puisque les musculatures y afférentes seraient évidemment antagonistes, il ne peut y avoir qu'enroulement de l'extrémité du bras du côté de la musculature la plus puissante. L'enroulement aura donc lieu de gauche à droite et pour les bras du groupe droit, et de droite à gauche pour les bras du groupe gauche, auxquels s'appliquent les mêmes considérations, et seulement

dans chacun de ces sens pour les deux groupes respectifs de tentacules.

Cette disposition des bras enroulés des Octopodes a été souvent figurée et aucune explication n'en avait été donnée en raison de l'absence de toute notion de la disposition musculaire. Il est intéressant de signaler, en particulier les deux figures publiées par Joubin (**1900** *a*) au sujet de *Scœurgus tetracirrhus* (Delle Chiaje) Tiberi et d'*Octopus lævis* Hoyle. La fig. 28, pl. III) reproduction d'une photographie d'un *Octopus vulgaris* Lam., conservé dans le formol, montre également l'enroulement de tous les bras dans leurs sens respectifs.

Toutes les considérations qui précèdent s'appliquent également à l'*Eledone moschata* au sujet duquel Jammes (**1904**, pp. 289-292) a encore commis une erreur dans la coupe qu'il donne de la musculature interbrachiale et les rapports de cette dernière avec son « muscle en sangle », dans une région voisine du point de jonction des bras : il n'y a pas là « les deux lames musculaires accolées l'une à l'autre » qu'il mentionne en représentant aussi inexactement qu'incomplètement la disposition réelle, très comparable à celle de l'*Octopus vulgaris*.

Entre cette musculature et celle que j'ai rencontrée chez *Tremoctopus carena* et *Argonauta argo*, il y a cette différence que la musculature interbrachiale est très réduite chez ces derniers et ne paraît jouer qu'un rôle moins important dans le déplacement des bras. Cependant elle existe, et l'examen d'une coupe transversale du bras d'*Argonauta argo* est très démonstrative, en particulier, à cet égard. Je n'ai pu préciser, faute de matériel, l'organisation de la musculature interbrachiale d'*Alloposus mollis*, mais ce qu'il m'a été possible d'en voir par transparence à travers les fragments de bras conservés dans l'alcool, qui ont été mis à ma disposition, me fait envisager comme fort probable une organisation identique, dans ces grandes lignes, à celle de l'*Octopus vulgaris*, mais beaucoup moins différenciée, et constituée par un réseau musculaire lâche disséminé dans la gelée hyaloplasmatique fondamentale du derme.

5. — Physiologie et mode de fonctionnement des différentes parties de l'appareil pédieux des Octopodes.

Cette description compliquée du système musculaire des Octopodes doit avoir pour conclusion naturelle la description précise de son mode de fonctionnement. Celui-ci se conçoit très facilement lorsqu'il s'agit d'expliquer le déplacement de l'appareil pédieux dans son ensemble, en raison des muscles qui unissent les bras au corps. Le déplacement des bras les uns par rapport aux autres (éloignement et rapprochement des bras entre eux) trouve une explication facile dans la disposition de la musculature interbrachiale, et l'enroulement des bras a déjà donné lieu à une explication (Voir pp. 68-70) sur laquelle il est inutile de revenir.

La seule question restant à étudier, et sur laquelle Girod (**1884**) et Niemiec (**1885**) ont déjà discuté, est le mode de fonctionnement de la ventouse et de tout l'appareil musculaire qui la rattache à la musculature du bras.

J'exposerai d'abord le mode de fonctionnement de la ventouse et de l'appareil extrinsèque tel que je le conçois d'après mes recherches, et je montrerai ensuite en quoi les conclusions auxquelles je suis arrivé diffèrent de celles des auteurs précités, dans une partie plus spécialement critique.

Il y a deux phases à considérer dans l'analyse du jeu d'une ventouse : une *phase de contraction* où la cavité totale de la ventouse se réduit au minimum, et une *phase de dilatation*, permettant de produire dans la cavité ainsi formée et limitée par un substratum, le vide nécessaire à la fixation. Nous examinerons successivement chacune de ces deux phases.

a. Phase de contraction. — Il importe d'abord de remarquer que lorsqu'un Poulpe, n'a aucun point d'attache avec un corps quelconque, la cavité des ventouses n'a jamais le volume maximum qu'elle peut acquérir. Le fait est facile à observer sur les ventouses non utilisées momentanément par l'animal. Dans ces conditions, les parois de l'infundibulum, comme celles

de la chambre acétabulaire, constituent les surfaces de deux troncs de cône réunis par leurs petites bases, et dont l'obliquité des génératrices par rapport aux grandes bases est relativement faible : on a affaire à deux troncs de cône évasés ; la grande base de l'infundibulum a l'aspect d'une ouverture élargie à un optimum déterminé, correspondant à l'état habituel de tonicité musculaire de l'animal.

D'autre part, la ventouse peut fonctionner sous l'influence d'un réflexe simple ou sous l'influence de la volonté.

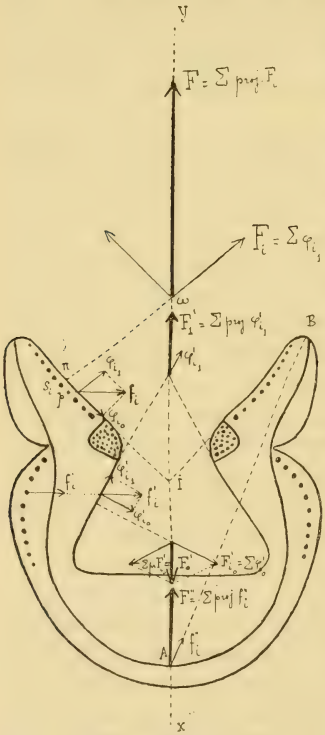


FIG. 12.

Dans le premier cas, l'existence d'une sensation tactile, provoquée en un point de la ventouse sera nécessaire à son fonctionnement. Dans le deuxième cas, la ventouse sera conduite volontairement vers l'objet à saisir. Dans tous les cas, ces influences conduiront à la série des faits suivants, qui se passent évidemment très vite :

1° Avant même que le bord de la ventouse, soit *intégralement* appliqué au substratum, tous les sphincters se contractent et rétrécissent ainsi leurs diamètres. Il en résulte que la surface conique formée par l'infundibulum s'aplatit insensiblement (1), et que l'orifice

(1) On peut du reste, chercher à expliquer autrement ces faits, et sans prétendre donner ici une démonstration mathématique

de communication de l'infundibulum et de la chambre acétabulaire se resserre. Il en est de même des sphincters de la

complète du fonctionnement de la ventouse, on peut du moins en donner l'explication élémentaire suivante :

La contraction des sphincters acétabulaires se produira en un point quelconque p (fig. 12) d'un sphincter donné S_1, sous l'influence d'une force élémentaire f_1 située dans le plan de ce sphincter, supposé réduit à un cercle mathématique extensible. Cette force f_1 peut être décomposée en deux forces : l'une φ_{10}, appliquée contre la génératrice de l'infundibulum passant par le point considéré est détruite par la résistance même de cette génératrice, et l'autre $\varphi_{1\pi}$, normale à celle-ci, et qui, tendra à la relever. L'ensemble des forces parallèles $\varphi_{1\pi}$, appliquées à une même génératrice aura pour résultante une force

$$F_1 = \Sigma \varphi_1,$$

appliquée en un point déterminé de cette génératrice et dont la position exacte importe peu. Soit π ce point, la force F_1 résultante peut être transportée en ω, intersection de la direction de la force avec l'axe de la ventouse. Les résultantes particulières à chaque génératrice constitueront ainsi un cône droit à base circulaire, et la résultante définitive sera dirigée suivant

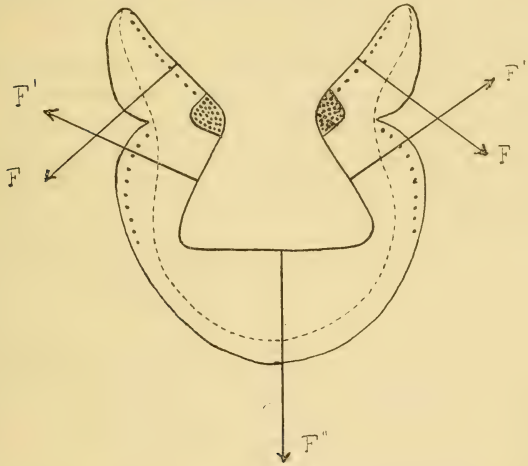


FIG. 13.

l'axe de ce cône. Elle sera égale, à un instant déterminé, à la somme des projections sur cet axe de toutes les forces F_1. Il y aura donc sous l'influence de la force

$$F = \Sigma \text{ proj. } F_1$$

un relèvement du sommet idéal I de l'infundibulum, c'est-à-dire un évasement de celui-ci. Cet évasement sera d'ailleurs d'autant plus accentué que la contraction des muscles radiaires sous-infundibulaires tendra à rapprocher le rétrécissement infundibuloacétabulaire du bord de l'infundibulum, donnant ainsi à celui-ci une fixité plus accusée, en raison même de l'application du feuillet conjonctif profond de l'infundibulum contre ces mêmes muscles qui tendent à le comprimer par l'extérieur. C'est au centre de cet ensemble devenu très solide et à peu près invariable de forme qu'agit la force F en produisant l'évasement de l'infundibulum. Toutes ces actions (action des muscles radiaires sous-infundibulaires, et action des sphincters) se font simultané-

chambre acétabulaire qui tendent à réduire la cavité de celle-ci.

2° Les muscles méridiens se contractent et le résultat de cette contraction est que le plancher de la chambre tend à se soulever et à s'appliquer sur les parois latérales, en obstruant l'orifice de communication avec l'infundibulum.

L'infundibulum se trouve donc ainsi évasé au maximum avant même qu'il soit intégralement appliqué sur la surface considérée, ce qui entraîne son application sur la plus grande portion possible de surface, et ce qui est favorable au maintien de celle-ci contre l'organe, puisque la différence de valeur entre les pressions supportées par l'objet de part et d'autre de la zone de contact s'exagère d'autant plus que la surface limitée par le cercle marginal de contact est plus grande. L'infundibulum s'applique donc contre le substratum, et c'est pendant l'application successive des différents points de son pourtour que les

ment et non successivement : on ne pourrait, en effet, concevoir comment les sphincters pourraient agir sur l'infundibulum supposé tout d'abord évasé sous l'action des muscles radiaires sous-infundibulaires : l'exagération de l'évasement sous l'influence des sphincters infundibulaires, paraîtrait alors, en tous cas, se produire avec plus de difficulté, l'infundibulum devenant, dans ce cas, moins facilement déformable que s'il n'était pas préalablement comprimé par la musculature intrinsèque.

Si, pendant que cet évasement infundibulaire se produit, les muscles méridiens se contractent, le fond de la cupule tendra à se rapprocher de l'orifice infundibulo-acétabulaire. Sous l'influence de la contraction, ces muscles, gênés en cela par les muscles radiaires intrinsèques de la ventouse, tendront à prendre une direction rectiligne *A B* et l'on peut, pour simplifier réprésenter par f_1 la grandeur et la direction de la force qu'ils produisent ; la résultante de toutes ces forces sera une force F'' dirigée encore suivant l'axe de la ventouse et égale à Σ proj. f_1''. Cette force, qui agit dans le même sens que la force F, rapprochera le fond de la cupule de l'orifice intermédiaire et des parois de la chambre, et ce mouvement sera rendu plus parfait et plus complet encore par l'action des sphincters acétabulaires. Les forces élémentaires f_1' agissant en chacun des points de ces derniers peuvent se décomposer en deux forces $\varphi_1'_0$ et $\varphi_1'_1$. La résultante des forces $\varphi_1'_0$ sera une force F'_0 dirigée en sens inverse des précédentes et dont l'effet sera de rapprocher les parois de la chambre du plancher qui va au devant d'elles. La résultante F'_1 des forces φ'_{11} ne peut avoir pour effet que d'aider au relèvement du fond de la cupule.

Le mouvement de contraction de la cupule sera donc sous la dépendance des quatre forces F, F_1 et F'' qui agissent toutes les trois de la chambre vers l'infundibulum, et F'_0 qui agit en sens inverse. Il est de toute évidence que cette dernière est sûrement plus faible que l'ensemble des trois autres, si ce n'est même de chacune d'elles séparément et plus particulièrement de F et de F''. L'importance que donne à F l'action du sphincter principal est *a priori* suffisante pour qu'il ne soit pas la peine d'y insister plus. Il y aura donc un relèvement de tout l'ensemble.

La phase de dilatation pendant laquelle tous les muscles précédents deviennent passifs, s'explique d'elle-même, le vide se faisant principalement (Voir le texte) sous l'influence de la musculacure acétabulo-brachiale et des muscles radiaires intrinsèques. On conçoit sans difficultés que le feuillet conjonctif profond de la ventouse étant distendu par l'action de la musculature acétabulo-brachiale, la contraction des fibres radiaires se fasse sous l'influence de forces dont les résultantes occupent des directions normales aux deux feuillets, et dont les principales sont représentées en F, F', F'' (fig. 13.).

muscles radiaires sous-infundibulaires se sont contractés, afin d'assurer l'aplanissement plus parfait encore de la surface conique de l'infundibulum, rendant ainsi encore plus parfaite l'adhérence de la cupule à la surface considérée. Les muscles marginaux se contractent alors sur le bord de la ventouse ainsi fixée, dans le but de ramener la peau le plus près possible du du point de contact et d'assurer la fermeture plus hermétique encore de la cavité qui se produira ultérieurement.

Aucun autre muscle ne rentre plus en jeu dans cette phase de contraction : la cavité de la ventouse a alors complètement disparu : elle n'est plus représentée que par un disque sensiblement plan.

b. Phase de dilatation. — Cette position prise, la formation du vide s'effectue de la façon suivante :

1° Tous les sphincters, quels qu'ils soient, se relâchent et ne jouent plus qu'un rôle passif ; il en est de même de la musculature méridienne intrinsèque de la ventouse, et des muscles radiaires sous-infundibulaires, dont l'extension est d'autant plus considérable que la traction exercée par les muscles extrinsèques est plus puissante.

2° Les muscles extrinsèques acétabulo-brachiaux se contractent, les uns tirant sur l'infundibulum, les autres sur la cupule.

3° L'anneau musculaire se contracte lui-même tendant à renforcer l'action des fibres des cônes musculaires, comme si ces dernières, contractées au maximum, nécessitaient alors une incurvation exclusivement propre au rapprochement plus considérable de leurs points d'insertion, afin d'exercer une traction encore plus forte ;

4° La gaîne conjonctive profonde de la cupule, entraînée profondément par la contraction de la musculature extrinsèque, pouvant alors être considérée comme un point d'appui, les muscles radiaires de la cupule et de l'infundibulum se contractent, rapprochant ainsi la gaîne conjonctive périphérique et l'épithélium qui la surmonte de la gaîne conjonctive profonde.

Il en résulte que, sous l'influence de ce concours simultané des contractions des différentes masses musculaires, le vide se produit dans la cavité de la ventouse, et ce vide est d'autant plus puissant que l'action des muscles extrinsèques en particulier est plus puissante. Ce sont eux qui, en effet, jouent le rôle le plus important dans la formation du vide, la contribution apportée par les fibres radiaires de la ventouse n'augmentant le vide que dans une mesure plus faible.

En résumé, dans chacune des phases, il y a des muscles actifs et des muscles passifs. Dans la phase de contraction, le rôle actif appartient aux sphincters, à la musculature méridienne intrinsèque et à la musculature radiaire sous-infundibulaire, le rôle passif appartenant exclusivement à la musculature radiaire acétabulaire, à la musculature acétabulo-brachiale, et à la musculature annulaire qui la circonscrit. Les rôles sont naturellement renversés dans la phase de dilatation.

Les muscles marginaux ne peuvent trouver dans ce cas de place bien indiquée ; ils n'entrent pour ainsi dire pas dans le fonctionnement intrinsèque de la cupule, leur rôle étant de grouper la peau autour de la ligne de contact de l'infundibulum et du substratum et d'assurer la fermeture hermétique de la cavité.

La grande mobilité des cônes musculaires extrinsèques les uns par rapport aux autres, et leurs directions variées assurent le déplacement de chaque ventouse dans tous les sens ; il suffit d'examiner le bras d'un Poulpe coupé pour observer les mouvements variés de chaque ventouse indépendamment de ses voisines.

La phase de relâchement se fait par le mécanisme inverse de celui qui vient d'être exposé ; il est, en tous cas, beaucoup plus rationnel de se ranger à cette opinion que d'accepter celle de Girod (1884), d'après laquelle le bord de la ventouse se soulèverait et laisserait passer l'*air* dans la cavité acétabulaire. Cette opinion est d'ailleurs si peu fondée, qu'il suffit de constater que le jeu des ventouses n'est pas modifié lorsque l'animal est

complètement dans l'eau. Cela n'empêche pas l'animal de se fixer et de former dans les cavités de ses ventouses un vide nécessairement limité par la tension maxima de la vapeur d'eau à la température du milieu. On ne conçoit plus ce que pourrait être la cessation du vide par rentrée d'air, et il est bien invraisemblable qu'elle se produise par rentrée d'eau par les bords.

Critique et analyse des opinions émises sur le fonctionnement de la ventouse des Octopodes. — Les considérations précédemment exposées, ne s'accordent pas avec les vues de Girod (1884) et de Niemiec (1885) qui ont émis à ce sujet des théories dont l'inexactitude tient à la mauvaise interprétation des faits anatomiques.

Girod, qui envisage la ventouse comme une cupule *élastique* pourvue de sphincters musculaires, donne une explication d'où il ressort que la phase de contraction est due à la contraction des sphincters et des muscles radiaires sous-infundibulaires, aidés par la contraction des brides musculaires acétabulo-brachiales, qui, appliquées en différents points de la cupule, (c'est la seule interprétation qu'il soit possible de donner au texte de Girod, v. p. 396 et suiv.) exercent sur la gaîne conjonctive profonde de celle-ci des pressions qui lui sont normales, et tendent, par conséquent à refouler le plancher de la cupule vers l'orifice infundibulo-acétabulaire.

Dans la phase de dilatation, les muscles précédents se relâchent, deviennent passifs, et le vide se produit sous l'influence de la traction exercée par la musculature extrinsèque de la ventouse. Il résulte, d'après ceci, que les fibres musculaires extrinsèques qui s'entrecroisent au-dessous de la cupule, auraient un rôle dans les deux phases du mouvement, ce qui est inadmissible, et pas plus admissible que le rôle de la contraction des sphincters de l'infundibulum dans la formation du vide (? !) Il est vrai qu'il existe sur ce dernier point dans le mémoire de Girod une étrange contradiction. C'est ainsi qu'on lit en effet (p. 385) : « La contraction de ces faisceaux (il s'agit de la mus-

culature extrinsèque de la ventouse) *amène l'évasement de l'entonnoir que les sphincters intrinsèques tendent à fermer.* » et plus loin (p. 397) : «..., et la *plus faible contraction des sphincters de l'infundibulum et des muscles intrinsèques suffit pour étaler* la cavité acétabulaire réduite à sa plus simple expression.

Indépendamment de l'interprétation inexacte qui attribue à la cupule une structure purement élastique et un rôle toujours passif (ce qui est une des raisons de l'explication défectueuse du fonctionnement de l'appareil), l'interprétation de Girod quant au jeu de la musculature dans la phase de formation du vide (laquelle pourrait s'appliquer même s'il envisageait la ventouse comme de nature musculaire), est donc inexacte. Du reste, l'étude de Girod est fort incomplète au point de vue anatomique, et nombre de muscles importants, dont l'existence est cependant manifeste, ne sont pas relatés dans son travail. L'interprétation qui découle des observations de Girod n'est donc pas conforme à la réalité.

Niemiec envisage les choses d'une autre façon. La phase de contraction s'effectue sous l'influence des muscles radiaires sous-infundibulaires, avec le concours de muscles longitudinaux dont la disposition est difficile à préciser si l'on s'en tient au travail de l'auteur. Toutefois, ces muscles longitudinaux font certainement partie de la musculature extrinsèque de la ventouse. L'action de ces muscles serait en outre secondée par la contraction des muscles transversaux de l'infundibulum *t* (fig. 4) et par la musculature méridienne intrinsèque de la ventouse (musculature étoilée de Niemiec). Il est à remarquer, avant même d'examiner ce qui se passe, d'après l'auteur, à la phase de dilatation, que l'on ne comprend pas comment la contraction de muscles extrinsèques qualifiés de longitudinaux peut produire l'aplatissement de la ventouse, alors qu'ils tendent précisément à faire l'inverse, et comment la contraction des muscles transversaux de l'infundibulum (*t*, fig. 4) peut favoriser l'élargissement de celui-ci, alors que le sens de contraction

de ces muscles est normal à la paroi de l'infundibulum. Il faut aussi ajouter que NIEMIEC ne fait pas intervenir les sphincters dans la phase de contraction, et qu'il semble même plutôt croire à leur passivité, si l'on remarque ce qu'il dit (p. 78). « ... La musculature étoilée du fond de la chambre pousse toute la masse charnue vers l'orifice intermédiaire : *celui-ci se dilate* ».

Quant à la formation du vide, elle se ferait alors par la contraction des muscles radiaires transversaux *de la chambre acétabulaire*, par celle de la musculature intrinsèque profonde, et, ce qui alors ne se comprend plus, (p. 78) avec le concours des muscles circulaires de l'infundibulum qui redressent les parois de l'entonnoir ». Comment, en effet, la contraction des sphincters infundibulaires peut-elle contribuer à la formation du vide ? Les muscles radiaires de l'infundibulum se relâcheraient d'ailleurs dans cette phase de dilatation, et on ne voit pas — mais on voit plutôt le contraire — comment le vide pourrait s'exagérer sous cette influence. D'ailleurs, NIEMIEC ne parle pas du rôle des sphincters acétabulaires.

Il y a donc des contradictions dans la thèse soutenue par NIEMIEC tout autant que dans celle soutenue par GIROD. Les divergences existantes entre les opinions de ces auteurs et celle qui résulte de mes observations personnelles peuvent être condensées dans les tableaux suivants (Voir p. 80). On y remarquera l'état de contraction des muscles marginaux quelle que soit la phase considérée dans l'état de la ventouse : ces muscles ne se relâchent, en effet, que lorsque la ventouse n'est pas appliquée à un substratum.

On conçoit que l'adhésion des ventouses au substratum sera d'autant plus considérable que le volume de la cavité sera plus grand ; d'ailleurs le vide ne peut être parfait, en raison de l'air ou de la vapeur d'eau qui y restent à l'état normal.

L'homogénéité de l'anatomie musculaire des Octopodes permet de conclure que le fonctionnement de la ventouse doit être partout de même nature. Une restriction mériterait peut-

PHASE DE CONTRACTION

C = muscles contractés. — R = Muscles relâchés au passifs. — ——— Muscles non observés par les auteurs. — [?] Muscles observés dont le rôle n'a pas été interprété; ? indique une particularité observée par les auteurs, mais mal définie.

		INTERPRÉTATION PERSONNELLE	INTERPRÉTATION DE GIROD	INTERPRÉTATION DE NIEMIEC
Musculature intrinsèque de la ventouse	Sphincters. infundibulaires.	C	C	R
	Sphincters. acétabulaires..	C	[?]	[?]
	Muscles radiaires infundibulaires.	R	Cupule élastique passive	C
	Muscles radiaires acétabulaires..	R		R
	Muscles méridiens.....	C		C
Musculature extrinsèque superficielle	Muscles radiaires sous-infundibulaires.....	C	C	C
	Muscles marginaux.....	C	———	———
Musculature extrinsèque profonde	Muscles acétabulo-brachiaux.	R	C (Exclusivement les brides musculaires s'entrecroisant sous la cupule).	C (Exclusivement les muscles dits longitudinaux). R (Muscles radiaux (?) du col).
	Musculature annulaire.....	R	———	R

PHASE DE DILATATION

Mêmes signes conventionnels que dans la *Phase de contraction.*

		INTERPRÉTATION PERSONNELLE	INTERPRÉTATION DE GIROD	INTERPRÉTATION DE NIEMIEC
Musculature intrinsèque de la ventouse	Sphincters infundibulaires.	R	C? R? (1)	C
	Sphincters acétabulaires..	R	[?]	[?]
	Muscles radiaires infundibulaires.	C	Cupule élastique passive	R
	Muscles radiaires acétabulaires..	C		C
	Muscles méridiens.....	R		R
Musculature extrinsèque superficielle	Muscles radiaires sous-infundibulaires.....	R	R	R
	Muscles marginaux.....	C	———	———
Musculature extrinsèque profonde	Muscles acétabulo-brachiaux.	C	C	[?] (Muscles dits longitudinaux). C (Muscles radiaires (?) du col).
	Musculature annulaire.....	C	———	C

(1) Voir pp. 77 et 78, les raisons de ce doute.

être d'être faite chez les Octopodes pélagiques chez lesquels la musculature est plus réduite. Mais l'insuffisance du matériel étudié ne m'a pas permis de préciser quoi que ce soit à ce sujet. On peut toutefois affirmer que les ventouses ne doivent probablement exercer sur les objets environnants qu'une faible adhésion, en raison de la simplification de l'appareil musculaire.

II. — Système musculaire de l'appareil pédieux chez les Décapodes.

L'étude du système musculaire pédieux des Décapodes a porté sur une série de formes diverses, côtières ou pélagiques : *Rossia macrosoma* (delle Chiaje) d'Orbigny, *Sepiola Rondeletti* Leach, *Sepiola atlantica* d'Orbigny, *Sepia officinalis* Lin., *Loligo media* Linné, *Leachia cyclura* Lesueur.

L'ordre suivi dans l'étude de la musculature des Octopodes sera également adopté dans ce chapitre, et je donnerai d'abord les considérations relatives aux Sépiolidés, en prenant pour type *Sepiola Rondeletti*, *Rossia macrosoma* ne différant de ce Céphalopode que par quelques points de détail.

1. — Musculature intrinsèque du bras.

Nous avons ici deux cas à examiner suivant que le bras considéré est sessile ou tentaculaire.

A. Bras sessile. — Comme chez les Octopodes, nous retrouvons ici plusieurs sortes de muscles : des muscles longitudinaux, des muscles transversaux et des muscles obliques.

a. Muscles longitudinaux. — Ces muscles sont répartis en faisceaux ne présentant pas la disposition si homogène et si régulière rencontrée chez les Octopodes : leur section peut être ici quadrangulaire ou triangulaire de formes variées. Si du côté externe (pl. IV, fig. 30) la disposition des faisceaux longitudinaux *l* rappelle celle des faisceaux externes des Octopodes, dont ils sont certainement les homologues, il est beaucoup plus difficile de grouper les faisceaux dont l'ensemble formerait

le muscle longitudinal interne et les muscles longitudinaux latéraux. Latéralement, on ne rencontre plus qu'une seule rangée de muscles longitudinaux, à section elliptique, ou triangulaire. Leur répartition est donc bien différente de ce qui existait chez les Octopodes. Il faut remarquer qu'entre tous, deux faisceaux de muscles longitudinaux (l_1, l_2) sont beaucoup plus volumineux que les autres, et que leur dimension fait supposer qu'ils jouent un rôle important dans la contraction des bras.

b. Muscles transversaux. — Les muscles transversaux *tra* (pl. IV, fig. 30), forment des trabécules plus ou moins puissants qui séparent les uns des autres les faisceaux longitudinaux. Les fibres transversales forment un enchevêtrement inextricable, comparable à celui que nous avons déjà rencontré chez les Octopodes : elles s'insèrent contre la gaîne conjonctive résistante *C* qui enveloppe toute la musculature précédemment décrite. Cette gaîne conjonctive s'amincit du reste latéralement (p, p') et ne constitue plus que l'un des feuillets de dédoublement de la gaîne initiale, destinés à délimiter les faisceaux musculaires obliques (o_1, o_2) dont il va être question maintenant. Comme chez les Octopodes, les fibres qui forment les trabécules séparant les faisceaux longitudinaux externes, les seuls, nous l'avons dit, qu'il soit possible de dénommer exactement, semblent se limiter profondément au voisinage de la gaîne de tissu conjonctif lâche qui enveloppe l'axe nerveux.

c. Muscles obliques. — Ces muscles forment latéralement, de part et d'autre du bras, deux couches (o_1, o_2) (pl. IV, fig. 30 et fig. 14) très nettement délimitées. La couche la plus interne est la plus importante : elle est constituée par des fibres musculaires dirigées de dedans en dehors et d'avant en arrière, tandis que la couche la plus externe, beaucoup plus mince, possède des fibres dirigées de dedans en dehors et d'arrière en avant. Ce sont ces deux couches qui sont comprises entre les deux feuillets de dédoublement f et f' (fig. 14) de la membrane conjonctive enveloppante de la musculature intrinsèque du bras. Je n'ai pu observer la présence d'un feuillet conjonctif,

si mince qu'il soit, entre ces deux couches de fibres obliques, bien que, sur des coupes bien faites, non dissociées, le contact puisse faire croire à la présence d'une membrane conjonctive intercalée. Sur les coupes où le décollement des deux couches s'est effectué d'une façon accidentelle, il est impossible d'y observer de membrane séparatrice.

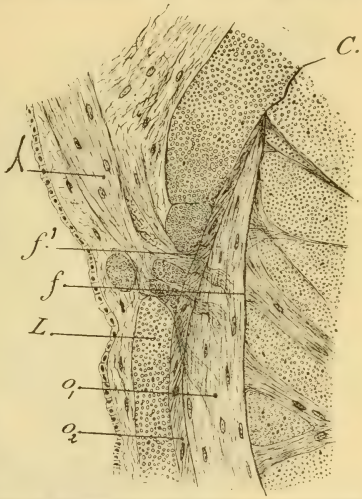


FIG. 14. Fragment de la région latérale d'une coupe transversale pratiquée dans le bras sessile de *Sepiola Rondeletti* Leach. Bouin. Hémalun de Mayer. Picrofuchsine acide. × 80.

C, gaîne conjonctive ; *ff'*, ses deux feuillets de dédoublement ; *l*, musculature acétabulo-brachiale ; o_1, o_2, musculature oblique ; *L*, musculature extrabrachiale.

Cette musculature fondamentale du bras se modifie suivant les différents Céphalopodes Myopsidés auxquels on s'adresse. Chez *Rossia macrosoma* et chez *Sepiola atlantica*, la musculature intrinsèque est très semblable à ce qu'on observe chez *Sepiola Rondeletti*. Mais chez *Sepia officinalis*, elle se complique par l'apparition d'une région qui faisait précédemment défaut. La disposition générale de l'ensemble reste la même ; les faisceaux musculaires longitudinaux sont plus nombreux, plus uniformément puissants que chez la Sépiole, et la région la plus voisine des ventouses possède également des faisceaux longitudinaux plus importants que dans les autres régions de la musculature ; de même la musculature transversale trabéculaire reste identique. La modification importante réside dans un renforcement latéral de la musculature axiale : en plus des deux couches de fibres obliques et dirigées en sens contraire que l'on rencontre

chez les Sépiolidés, les Sépiadés présentent une couche supplémentaire plus interne *ci* (fig. 15 et fig. 16) et constituée par des fibres nettement transversales, ainsi qu'il est facile de s'en assurer par l'examen de coupes longitudinales. Il en résulte que, comme chez les Octopodes, les fibres trabé-

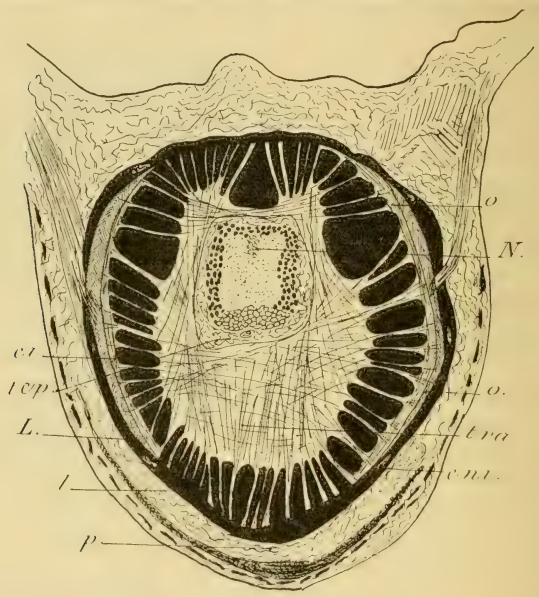


Fig. 15. Coupe transversale du bras sessile de *Sepia officinalis*. × 25.
N, axe nerveux ; *tcp*, tissu conjonctif périnerveux ; *tra*, musculature transversale ; *l*, musculature longitudinale ; *o*, *o*, muscles obliques ; *ci*, couche musculaire transversale interne ; *L*. musculature extrabrachiale ; *p*, peau ; *cni*, cordon nerveux intramusculaire.

culaires sont obligées d'entrecroiser leurs fibres avec celles de cette couche avant de s'insérer contre le feuillet conjonctif profond qui, très net chez les Sépiolidés, semble diminuer ici beaucoup d'importance au point de disparaître. Joubin (**1900**) a d'ailleurs succinctement décrit et figuré cette musculature du bras de la Seiche. Toutefois, il est nécessaire de faire remar-

quer, ainsi que nous le verrons plus tard que la couche musculaire décrite p. 517 et figurée (*circ.* I, fig. 555) p. 518 de ce travail, n'appartient pas à la musculature intrinsèque du bras, mais bien à la musculature interbrachiale. Il faut aussi ajouter qu'aucune fibre musculaire ne traverse la gaîne conjonctive enveloppant l'axe du bras. Ces fibres naissent au sein de la musculature oblique latérale confondue dans ce travail avec une couche de fibres circulaires (*circ.* 2, même figure), et constituent la musculature extrinsèque acétabulo-brachiale.

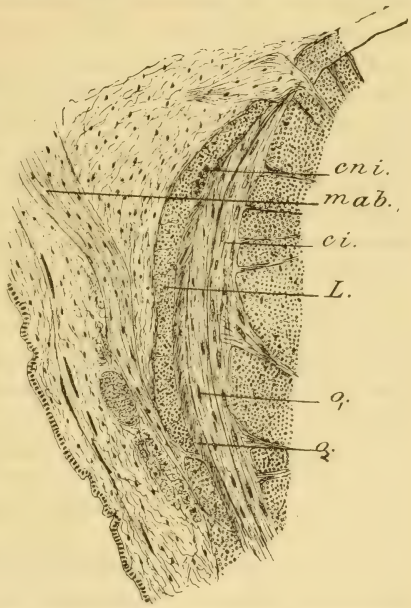


Fig. 16. Fragment de la région latérale d'une coupe transversale pratiquée dans le bras sessile de *Sepia officinalis*. Bouin. Hemalun de Mayer. Picrofuchsine acide. × 80.
ci, couche musculaire transversale périphérique interne; o_1, o_2, couches obliques; *L*, musculature extrabrachiale; *mab*, musculature acétabulo-brachiale; *cni*, cordons nerveux intramusculaires.

Chez *Leachia cyclura* (pl. IV, fig. 31), la musculature intrinsèque est extrêmement rudimentaire et n'est constituée que par quelques fibres musculaires longitudinales *m* réparties à la périphérie, et à l'intérieur de la gaîne conjonctive enveloppante *C* de la musculature axiale. L'emplacement qui est ordinairement occupé chez tous les autres Décapodes par la musculature transversale à fibres entrecroisées, ne contient qu'un réseau à mailles très lâches de

fibres conjonctives disséminées dans un hyaloplasme et au milieu desquelles on ne trouve aucune fibre musculaire transversale. Cette disposition est encore plus simple que celle qui est présentée par *Alloposus mollis* Verill.

Les fibres musculaires sont plus particulièrement abondantes vers le côté interne du bras ; elles sont moins densément groupées latéralement, et on finit par n'en plus trouver une seule le long de la gaîne conjonctive. On conçoit qu'un bras présentant une musculature aussi peu dévelopée ne puisse être le siège de mouvements bien considérables. Il n'y existe pas la moindre trace de musculature oblique. Nous verrons plus tard que ces caractères sont primordiaux, qu'il n'y a pas là d'adaptation à une existence pélagique, qu'il n'y a pas dégénérescence d'un système musculaire comparable à celui que nous avons précédemment décrit chez les Céphalopodes littoraux.

La succession des couches de la musculature intrinsèque du bras est donc différente de celle que l'on trouve chez les Octopodes. Du centre à la périphérie, on rencontre :

1° L'axe nerveux du bras ;

2° La gaîne de tissu conjonctif périphérique ;

3° Une couche de fibres musculaires transversales ;

4° Un cercle unique de faisceaux musculaires longitudinaux ;

5° La gaîne résistante de tissu conjonctif.

Il faut y ajouter, si l'on se déplace latéralement, les couches de fibres musculaires obliques, cette fois contiguës et au nombre de deux, sauf le cas d'un renforcement latéral par une musculature transversale.

B. Bras tentaculaire. — On sait qu'il se compose d'une longue tige qui est le *tentacule* à proprement parler et d'une *palette tentaculaire* à la surface de laquelle sont exclusivement insérées les ventouses. Dans le tentacule à proprement parler la musculature intrinsèque est très simple, et comporte trois sortes de muscles chez *Sepiola Rondeletti* (pl. IV, fig. 32).

1. *Muscles longitudinaux.* — Ils sont tout à fait identiques

à ceux que renferme le bras sessile, mais plus uniformément réguliers dans leur forme et mieux symétriquement disposés par rapport à la région centrale ; ils occupent, dans l'ensemble, la région périphérique (*l*). Ces muscles sont en nombre variable suivant les espèces étudiées. C'est ainsi qu'ils sont moins nombreux chez *Sepiola Rondeletti* que chez *Loligo media* et *Rossia macrosoma*, et moins nombreux chez ces derniers que chez *Sepia officinalis*. Chez *Leachia cyclura*, il est impossible de reconnaître ces faisceaux.

II. *Muscles transversaux*. — Ils sont aussi les homologues des muscles transversaux des bras sessiles et forment les trabécules musculaires qui séparent les faisceaux longitudinaux Ils forment un enchevêtrement analogue à celui qu'on observe dans le bras sessile, circonscrivant, comme dans celui-ci, le système nerveux et sa gaîne de tissu conjonctif lâche.

Cette musculature est exclusivement la seule qui présente une striation remarquable qu'on ne retrouve nulle autre part dans le système pédieux des Céphalopodes : tandis que la musculature longitudinale du bras, quelle que soit l'espèce à laquelle on s'adresse, possède une striation conforme à la striation spiralée à tours hélicoïdaux plus ou moins serrés que Ballowitz (**1892**) a signalée dans les fibres musculaires du manteau de différents Céphalopodes (*Octopus vulgaris*, *Eledone moschata*, *Sepiola Rondeletti*), que Knoll (**1892**) a également signalée dans le cœur de certains Mollusques (*Ommastrephes*, et divers Gastéropodes) et que j'ai retrouvé chez *Loligo media* (pl. IV, fig. 33) et chez *Sepia officinalis*, ce mode de striation ne se retrouve pas dans les muscles transversaux du tentacule où les fibres ont une striation transversale (pl. IV, fig. 34) rappelant celle que Knoll (**1892** *a*) a trouvé chez certains Mollusques Lamellibranches tels que *Lima squammosa* Lamarck et *Lima inflata* Chemnitz. Cette musculature ne se rencontre d'ailleurs *que dans le tentacule*, la musculature anatomiquement homologue du bras sessile ne la possédant pas. Ce fait est extrêmement intéressant; il est évidemment lié au mode très

particulier de contraction rapide du tentacule des Décapodes. On sait, en effet, que ce bras est tout à fait différent des autres quant à son mode de fonctionnement et qu'il est plus particulièrement placé sous l'influence de la volonté de l'animal.

La musculature transversale du tentacule forme, en dehors de la zone des paquets de fibres longitudinales, et comme enveloppant leur ensemble, une couche de fibres périphériques, laquelle est plus ou moins accentuée suivant les espèces étudiées.

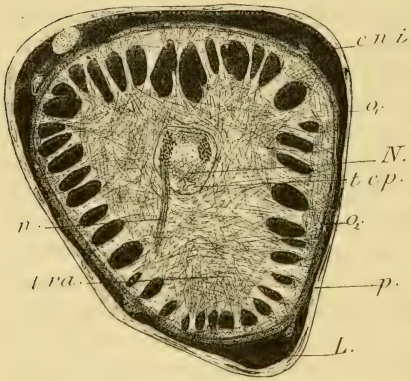


Fig. 17. Coupe transversale du tentacule de *Sepia officinalis* Lin. Bouin. Carmin chlorhydrique de Mayer. Picrocarmin d'indigo. × 20.

N, axe nerveux; *tcp*, tissu conjonctif périnerveux; *n*, nerf; *tra*, musculature transversale; o_1, o_2, muscles obliques; *L*, musculature extrabrachiale; ; *p*, peau.

III. *Muscles obliques.* — Ils sont tout à fait répartis à la périphérie de l'axe musculaire extrinsèque du bras, et paraissent être répartis, chez *Sepiola Rondeletti*, en deux couches minces qui sont continues sur toute la périphérie.

Chez *Sepia officinalis* (fig. 17, o_1, o_3) il existe également deux couches obliques, la plus externe étant formée par des fibres obliques de dedans en dehors, la couche la plus interne par des fibres obliques de dehors en dedans.

Chez *Loligo media*, la disposition est la même que chez *Sepia officinalis*, et aucune trace de musculature oblique n'existe chez *Leachia cyclura*.

La musculature intrinsèque de la palette tentaculaire rappelle tout à fait celle du bras sessile, et le passage de la muscu-

lature du tentacule à celle de la palette se fait par une série de transitions qui modifient insensiblement la musculature oblique périphérique : les couches qui constituent celles-ci se renforcent latéralement, et finissent par disparaître totalement dans les régions de la musculature intrinsèque subparallèles au plan de la palette. Ces considérations ne s'appliquent pas, bien entendu, au tentacule de *Leachia cyclura*, puisque, chez cet animal, les tentacules sont rudimentaires, ainsi que l'a du reste indiqué Joubin (**1905**), et réduits à deux petits tubercules insignifiants situés à la face ventrale de l'animal.

2. Musculature intrinsèque de la ventouse.

Il importe de faire ici une remarque nécessaire : lorsqu'il s'agit des Octopodes, il est facile de définir avec précision ce que l'on entend par musculature intrinsèque de la ventouse, par opposition avec ce que l'on appelle musculature extrinsèque acétabulo-brachiale. La cupule des Octopodes est en effet une formation musculaire entièrement entourée d'une gaîne résistante de tissu conjonctif, sur laquelle s'insère toute la musculature extrinsèque : la distinction est donc facile à faire entre ces deux systèmes musculaires. Mais, chez les Décapodes, ces choses se compliquent, et l'on peut dire que la distinction n'est rationnellement possible que si l'on fait appel aux lumières de l'embryologie, c'est-à-dire, en l'espèce, au développement des ventouses et de leur musculature extrinsèque dans les deux grands groupes des Céphalopodes. Il n'est cependant pas douteux que la musculature du pédoncule de la ventouse des Décapodes (qu'il s'agisse de celles du bras sessile ou de celles du tentacule) est l'homologue de la musculature acétabulo-brachiale des Octopodes : le mode d'insertion et la disposition de ces muscles, sur lesquels nous reviendrons plus tard, ne permet pas d'en douter ; de même il n'est pas douteux que les fibres radiaires qui existent dans les ventouses des Octopodes et des Décapodes ne soient homologues les unes des autres. Le point délicat à résoudre est de savoir comment s'effectue les con-

nexions de ces deux sortes de musculatures et de préciser comment il se fait que, chez les Décapodes, la musculature du pédoncule paraît pénétrer dans le fond de la ventouse, et comment elle se dispose par rapport à la musculature radiaire de la chambre acétabulaire. L'insuffisance de matériaux embryogéniques en ma possession ne m'a pas permis d'élucider ce point intéressant, et je ne puis émettre, à cet égard, qu'une seule hypothèse *a posteriori* résultant de l'étude des différents organes de la ventouse et de la musculature externe. Cette hypothèse sera ultérieurement indiquée au cours de ce travail, et c'est restriction faite de sa nature que nous aborderons l'étude de la ventouse et (paragraphe 3, p. 99) l'étude de la musculature pédonculaire.

A. Ventouse du bras sessile. — Les auteurs qui se sont occupés de la ventouse des Décapodes la considèrent tous comme étant de nature essentiellement musculaire. Niemiec (**1885**) a mentionné ce fait chez *Sepiola Rondeletti*, *Enoploteuthis Oweni*, *Onychoteuthis Lichtensteini*, et *Sepioteuthis sepioidea*. Girod lui-même (**1884**, p. 38) qui se refuse à voir dans la ventouse des Octopodes une organisation musculaire, constate que la ventouse de *Sepia officinalis* est essentiellement constituée par des muscles, et il est surprenant que la différence des deux conclusions ne l'ait pas fait regarder de plus près l'organisation de la ventouse des Octopodes.

Chez les Décapodes, la ventouse comporte encore ces deux parties essentielles : la chambre acétabulaire et l'infundibulum, bien que Girod (**1884**) ait envisagé ce dernier comme absent dans son étude sur *Sepia officinalis*.

Niemiec (**1885**) a d'ailleurs émis des vues contraires à celles de Girod à cet égard, et je ne puis que me ranger complètement à son avis.

Les différents groupements musculaires de la ventouse des Décapodes peuvent encore ici se répartir en trois systèmes : un système de fibres radiaires, un système de sphincters, et un système de muscles méridiens. Mais en raison de l'asymétrie

et de la conformation particulière de la ventouse, ces différents muscles prennent ici une disposition spéciale. La musculature radiaire occupe (pl. III, fig. 23 et 24 et pl. IV, fig. 30) le fond extrêmement épaissi de la chambre acétabulaire *fa* (pl. III, fig. 24 et pl. IV, fig. 30) et les parois de l'infundibulum *fi* (pl. III, fig. 23 et pl. IV, fig. 30). Elle est encore constituée par des fibres musculaires qui sont normalement disposées par rapport à la surface interne de la ventouse, et qui du côté interne, s'incurvent en enveloppant le sphincter *SP*. L'asymétrie de cet organe tient à ce que cette musculature est infiniment plus développée vers l'extérieur du bras que vers sa ligne médiane interne.

Les sphincters n'ont pas non plus dans leur ensemble la disposition si régulière que nous avons constatée dans les ventouses d'Octopodes. Il existe un sphincter principal *SP*, asymétrique, énorme, séparant complètement la musculature radiaire acétabulaire de la musculature radiaire infundibulaire. Ce sphincter paraît d'ailleurs constitué par la réunion de sphincters de dimensions plus faibles, séparés les uns des autres par des trabécules conjonctifs *trc*. Cette disposition est surtout visible sur la plus grande des deux sections du sphincter principal. Ce sphincter est contigu à la membrane conjonctive servant de base à l'épithélium cutané du côte externe, tandis qu'il est séparé de cette même couche plus ou moins modifiée, du côté interne, par des nerfs ou par des muscles méridiens sur lesquels nous reviendrons ultérieurement. Les sphincters infundibulaires font ici complètement défaut : je n'ai jamais pu en observer un seul. Au contraire, les sphincters acétabulaires *sa* sont importants (pl. III, fig. 24 et pl. IV, fig. 30). et sont comparables, quoique plus petits au sphincter principal dont ils ont la forme. Ils sont surtout visibles, sur les coupes, du côté externe par rapport au plan de symétrie longitudinale du bras. Niemiec (**1885**, p. 88) a observé ces muscles : mais rien n'autorise à conclure avec lui qu'ils sont la continuation des faisceaux musculaires annulaires du pédoncule.

Enfin, les muscles méridiens *mm* (pl. III, fig. 24 et fig. 18) ont une disposition différente de celle de ces mêmes muscles chez les Octopodes. Ils s'insèrent contre la gaîne conjonctive profonde de la ventouse et dans le voisinage de l'insertion du pédoncule, traversant dans des directions rayonnantes la musculature radiaire de la chambre acétabulaire, pour se diriger vers le feuillet conjonctif sous-épithélial dans la région du sillon qui sépare l'infundibulum du piston de la chambre. Certaines de ses fibres, les plus longues, se dirigent vers l'angle interne du sphincter principal, passent entre le bord interne de ce sphincter et la gaîne conjonctive sous-épithéliale, soit pour s'insérer près du sphincter principal, à l'endroit où l'on aperçoit la base de l'anneau corné, soit pour pénétrer dans la musculature infundibulaire à la façon des muscles méridiens des Octopodes. Bien que, sous ce rapport, mes conclusions confirment celles de Niemiec (**1885**, p. 88), il est ici nécessaire de dire que cette dernière disposition m'a paru réalisée avec beaucoup moins de netteté chez *Sepiola Rondeletti* que chez les autres Décapodes.

Fig. 18. Figure demi-schématique montrant la disposition et le mode d'insertion des muscles méridiens de la ventouse du bras sessile de *Sepia officinalis* Lin. × 240.
mm, muscles méridiens; *r*, région à sphincters acétabulaires; *mra*, muscles radiaires acétabulaires: *mri*, muscles radiaires infundibulaires; *mac*, musculature acétabulo-cutanée; *AC*, anneau corné schématisé; *SP*, sphincter principal.

Toutefois, Niemiec s'est complètement trompé dans les rapports anatomiques du pédoncule et de la cupule. On relève en effet dans son texte (p. 88) : « La musculature (il s'agit de celle de la cupule) a la disposition suivante : 1. Les muscles longitudinaux extérieurs du pédoncule se ramifient en partie après leur entrée dans le piston ; d'autre part, ils se groupent en fais-

ceaux qui s'étendent sous forme de colonnes jusqu'à la membrane sous-épithéliale de la face supérieure du piston où ils s'insèrent ». L'examen des coupes permet d'abord d'affirmer qu'il n'existe pas, du moins chez *Sepiola Rondeletti*, de musculature longitudinale du pédoncule [ce mot étant pris au sens restreint que NIEMIEC lui attribue (1)]. Ce pédoncule, ainsi que nous le verrons plus tard, ne contient que des fibres transversales, s'incurvant, du moins chez beaucoup d'espèces, sur une partie de leur parcours, et l'auteur a confondu avec des muscles, des trabécules, de nature conjonctive qui partent de l'enveloppe conjonctive résistante sous-épithéliale pédonculaire, pour se ramifier et s'insérer sous la membrane conjonctive sous-épithéliale du piston de la cupule. Toutefois certains muscles, peu nombreux, s'insèrent tout à fait à la partie supérieure du pédoncule pour aboutir au feuillet conjonctif sous-épithélial de la cupule. Ces muscles n'ont aucune connexion avec les muscles du pédoncule (ils en sont séparés par des régions conjonctives, voir plus loin les figures relatives à *Sepia officinalis*) et sont différents des muscles radiaires acétabulaires dont ils n'ont pas la régularité de disposition.

Chez *Sepia officinalis*, la structure de la ventouse du bras sessile est tout à fait comparable à celle que nous venons d'examiner chez *Sepiola Rondeletti* : la disposition des muscles radiaires du plancher de la chambre et de l'infundibulum rappelle bien la disposition des muscles analogues des Sépioles. Il en est de même pour les sphincters ; mais l'asymétrie moins accusée des ventouses des bras sessiles de la Seiche rend uniformes les dimensions de ces derniers. GIROD (1884) qui a étudié la structure des ventouses de cet animal, n'a observé qu'un seul sphincter, le sphincter principal ; les sphincters acétabulaires du fond de la musculature acétabulaire sont cependant

(1) Dans la ventouse des Décapodes, NIEMIEC distingue (p. 82) :

1° Une partie basale située dans les téguments du bras.

2° Le pédoncule (compris entre le point d'insertion avec la cupule et le point où le tissu conjonctif lâche sous-cutané cesse de se continuer sur la musculature pédonculaire).

3° La ventouse proprement dite.

très nets, de même qu'il est très net que les sphincters infundibulaires font complètement défaut. GIROD ne parle pas non plus de la musculature méridienne, laquelle existe cependant, et beaucoup plus nettement que chez les Sépioles.

Dans la région *r* (fig. 18 et 21), sorte d'ombilic inférieur au centre duquel s'insère le pédoncule, on peut remarquer que la musculature radiaire de la cupule fait complètement défaut. On trouve à sa place une surabondance particulière de muscles annulaires, se laissant traverser par la musculature méridienne. Ici encore, comme chez les Sépioles, la musculature du pédoncule n'a aucun rapport avec la musculature acétabulaire et la série des coupes respectives ci-contre (fig. 19) montre nettement que l'étendue des zones conjonctives ne se prête qu'au passage exclusif des nerfs. Quelques fibres musculaires longitudinales, subparallèles à la direction des fibres radiaires réunissent le fond de la cupule à la partie supérieure du feuillet conjonctif sous-épithélial du pédoncule. Il n'y a pas là, pour être strictement exact, de disposition musculaire comparable à celle que décrit GIROD (**1884**, p. 386). Divisant en muscles latéraux (qui sont à proprement parler ceux que NIEMIEC et moi-même désignons sous le nom de muscles radiaires) et en muscles centraux (qui sont ceux auxquels je viens de faire allusion en dernier lieu), l'ensemble des muscles de la cupule, GIROD dit à propos de ces derniers : « Les muscles centraux sont le prolongement de ceux du pédoncule et se dirigent vers le centre du piston ». Les figures de GIROD sont inexactes, et la comparaison de ses figures avec les miennes explique nos divergences de vues.

Chez *Loligo media* la structure de la ventouse des bras sessiles reste la même ; toutefois elle est plus asymétrique et rappelle dans ses grandes lignes celle de *Sepiola Rondeletti*.

Chez *Leachia cyclura* (pl. IV, fig. 31), la ventouse ne comporte pas un seul élément musculaire. La masse est entièrement formée de tissu conjonctif lâche riche en hyaloplasme, recouvert d'un épithélium pourvu d'un anneau corné. De semblables ven-

touses sont loin d'avoir un fonctionnement aussi parfait que celles des autres Céphalopodes précédemment étudiés.

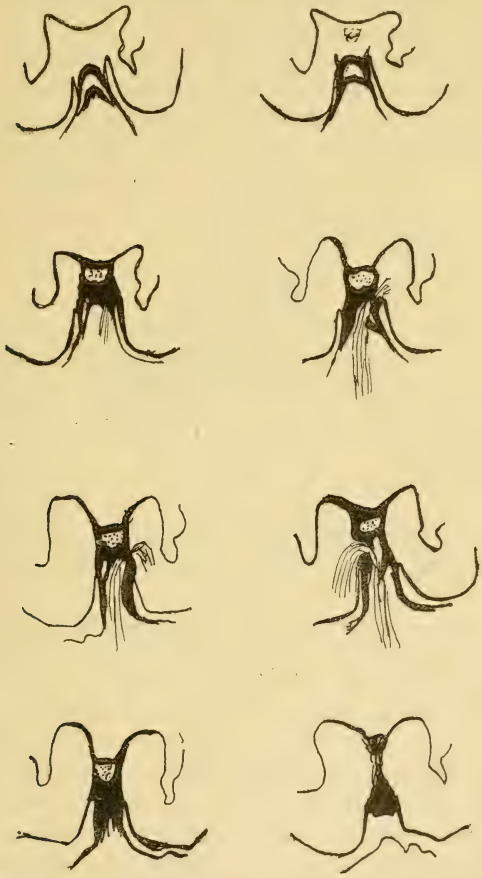


FIG. 19. Coupe successive de la région centrale d'une ventouse du bras sessile de *Sepia officinalis* montrant la séparation des musculatures acétabulaire et pédonculaire. Bouin. Carmin chlorhydrique de Mayer. Picrocarmin d'indigo. Les régions noires représentent les masses de tissu conjonctif isolant les musculatures et ne laissant passer que les nerfs. × 100.

B. Ventouses du bras tentaculaire. — Comment cette ventouse se modifie-t-elle maintenant dans le bras tentaculaire ? Suivant les différentes espèces de Céphalopodes étudiés, je n'ai pas toujours trouvé la même structure.

Chez *Sepiola Rondeletti*, que NIEMIEC (**1885**) a déjà étudié, la structure est relativement simple. D'abord la ventouse toute entière est très petite (fig. 20), beaucoup plus petite que la ventouse des bras sessiles ; elle est très asymétrique, et le fond

FIG. 20. Coupe transversale d'une ventouse de la palette tentaculaire de *Sepiola Rondeletti* Leach. Bouin. Carmin chlorhydrique de Mayer. Picrocarmin d'indigo. × 160.
c, organe nerveux ; *sp*, sphincter principal ; *n*, nerf pédonculaire ; *mab*, musculature acétabulo-brachiale ; *p*, peau.

de la cupule, au lieu d'être occupé par un piston de nature musculaire et abondamment pourvu de muscles, est au contraire beaucoup plus mince. NIEMIEC a du reste figuré cette disposition d'ensemble (fig. 4, pl. IV de son travail). La musculature radiaire de la ventouse est de beaucoup simplifiée ; elle est même si peu développée qu'elle est difficilement visible chez les animaux jeunes, aussi bien dans le fond de la cupule que dans les parois de l'infundibulum. On peut en tous cas affirmer que NIEMIEC (**1885**) a fait une nouvelle erreur en disant que les « parois de la cupule ont les muscles disposés d'une manière analogue à ceux du pédoncule : on peut les considérer comme résultant d'un épa-

nouissement de ces derniers ». Rien n'est plus inexact, et cette inexactitude est confirmée par l'étude des Céphalopodes plus riches en organisation que les Sépiolidés, les Seiches, sur lesquels nous reviendrons dans un instant. Du reste, NIEMIEC s'est basé sur une mauvaise interprétation des particularités vraisemblablement bien conservées que présentaient ses préparations : le fait indiqué par lui, que « les fibres longitudinales du pédoncule (qui n'existent pas, ainsi que nous le verrons plus tard) se recourbent dans le fond de la ventouse et en prennent la forme jusqu'à leur point d'insertion à l'épithélium, dans la région de l'anneau corné », montre clairement qu'il a confondu la musculature avec l'épanouissement du nerf qui pénètre dans la ventouse.

Le système des sphincters est bien réduit : il existe encore un sphincter principal, mais qui ne ressemble pas aux sphincters des ventouses de bras sessiles ; il représente plutôt un ensemble de sphincters contigus *sp* (fig. 20) dans le voisinage du point où la ventouse se replie pour constituer la paroi. On distingue, du reste, divers autres sphincters plus petits dans l'étendue du plancher de la ventouse. Le système des muscles méridiens conserve les rapports que nous lui connaissons dans les ventouses des bras sessiles, mais il est, lui aussi, déformé en raison de la forme particulière de la ventouse.

Le système de muscles que NIEMIEC (**1885**, p. 86, *m* et pl. IV, fig. 4) signale dans les parois de la ventouse, avec exactitude d'ailleurs, ne fait pas partie à mon sens de la musculature intrinsèque de l'appareil. Il n'en est que le système extrinsèque acétabulo-cutané.

Chez *Sepia officinalis* (fig. 21), l'organisation d'une ventouse de la palette tentaculaire est d'une remarquable netteté : elle est incomparablement mieux différenciée que chez *Sepiola Rondeletti*. Les rapports que nous avons reconnus entre les différents systèmes musculaires de la ventouse des bras sessiles se retrouvent ici à peu près complètement, ainsi que JOUBIN (**1900**, p. 519-520) l'a déjà fait remarquer dans une étude

d'ensemble ; et en dehors de l'asymétrie plus accusée de l'appareil, il faut y signaler en particulier un système de fibres radiaires puissant *fr* (fig. 21) s'insérant contre le feuillet conjonctif sous-épithélial du fond de la ventouse (piston), et en constituant la paroi épaisse en s'incurvant autour d'un sphincter principal énorme. Ici encore ces fibres radiaires n'ont aucun rapport avec la musculature pédonculaire. Il existe d'ailleurs

Fig. 21. Coupe transversale de l'une des ventouses de la palette tentaculaire de *Sepia officinalis*. × 20.
fi, fibres infundibulaires ; *fr*, fibres acétabulaires ; *c*, corps nerveux ; *sp'*, sphincters sous-épithéliaux ; *r*, région à sphincters acétabulaires profonds ; *tc*, gaîne conjonctive de la ventouse.

un système de fibres radiaires infundibulaires *fi*, qui enveloppe également le sphincter principal, mais en dessus. Ces deux systèmes de fibres radiaires ne paraissent avoir que peu de fibres communes, le passage de l'un à l'autre des systèmes s'effectuant à la partie périphérique du sphincter.

Le système des sphincters, en dehors du sphincter principal, divisé comme toujours, en sphincters partiels par des cloisons conjonctives, comporte également des sphincters acétabulaires,

en grand nombre et particulièrement abondants (*r*) dans la région ombilicale au centre de laquelle s'insère le pédoncule. Je n'ai pu y trouver trace des sphincters infundibulaires, mais il existe un système de sphincters *sp'*, superficiellement disposés dans la partie supérieure du piston, que NIEMIEC (1885, p. 101) a dejà signalé à l'état rudimentaire chez *Sepiola Rondeletti* et comme puissamment développé chez *Onychoteuthis Lichtensteini*. Enfin le système des muscles méridiens, pas plus que les muscles dénommés *centraux* par GIROD, ne diffèrent de ce que nous avons vu par ailleurs. Les muscles centraux n'ont aucun rapport avec la musculature pédonculaire : c'est la même disposition que dans les ventouses des bras sessiles : musculature acétabulaire et musculature acétabulo-brachiale séparées par un système de cloisons conjonctives de forte consistance, ne se laissant traverser que par les nerfs, ici énormes, et commandant les mouvements de l'appareil.

On sait que la palette tentaculaire de la Seiche comprend des ventouses de dimensions diverses, dont les trois plus grosses occupent sensiblement le centre. La description précédente s'applique aux ventouses les plus grosses ; dans les plus petites, on observe un amoindrissement du système musculaire radiaire acétabulaire, pour une extension plus considérable du système des sphincters acétabulaires.

Chez *Loligo media*, la structure de la ventouse de la palette tentaculaire rappelle tout à fait celle de la Seiche ; elle est musclée comme elle, et présente, en conséquence, une différenciation infiniment plus avancée que celle des Sépiolidés.

3. — MUSCULATURE EXTRINSÈQUE AUX BRAS ET A LA VENTOUSE

Nous retrouvons ici les deux groupes de muscles que nous avions indiqués chez les Octopodes : la musculature acétabulo-cutanée, et la musculature acétabulo-brachiale. Il n'y a rien d'absolument analogue à la musculature annulaire extrinsèque

malgré les indications très apparentes qui, sur les coupes, feraient volontiers conclure à sa présence.

A. Musculature acétabulo-cutanée. — Il est difficile de préciser la disposition de cette musculature chez les Décapodes ; la répartition et l'importance en sont d'ailleurs variables suivant les animaux étudiés. C'est ainsi que chez *Sepiola Rondeletti*, je n'ai pu constater en toute sûreté l'existence des muscles marginaux : il n'y en a pas trace dans les ventouses des bras tentaculaires, tandis qu'ils paraissent mal délimités, en tous cas peu importants, dans les ventouses des bras sessiles. Par contre, la musculature radiaire sous-infundibulaire, qui est réduite dans les ventouses des bras sessiles, est au contraire bien développée dans celles du tentacule.

Chez *Sepia officinalis*, la disposition est la même, que les ventouses appartiennent aux bras tentaculaires ou aux bras sessiles. La musculature radiaire sous-infundibulaire est exactement celle qu'on trouve chez *Sepiola Rondeletti* et les Octopodes, mais les muscles qui sont tout à fait au bord de la cupule, présentent un développement tellement considérable que l'on se demande si la formation musculaire considérée, qui est représentée (fig. 21), dans la partie supérieure de la section de l'infundibulum située à gauche, correspond bien à ce que nous avons jusqu'à présent nommé muscles marginaux. Dans toutes les ventouses, cette formation occupe l'angle interne du bord de l'infundibulum ; ses fibres musculaires s'insérant sous l'épithélium forment une masse de section triangulaire, intérieurement limitée par du tissu conjonctif formant une bordure de fibres collagènes plus densément enchevêtrées que dans le reste de la ventouse. Faut-il considérer cette formation comme représentant les muscles marginaux, ou bien faut-il la considérer comme faisant partie de la musculature radiaire intrinsèque de l'infundibulum ? Si rien ne s'oppose à la première interprétation, bien qu'aucun argument positif puisse être émis en sa faveur, il y a quelques arguments à faire valoir contre la deuxième : d'abord les fibres musculaires intrinsèques

infundibulaires s'insèrent normalement sur l'épithélium chitinogène de l'infundibulum, tandis que les fibres formant l'anneau musculaire marginal considéré ont au contraire une direction parallèle à ce bord, et ne s'insèrent que contre l'épithélium tout à fait marginal de la ventouse, différent de celui qui produit l'anneau corné, ce qui correspond au mode d'insertion des muscles marginaux des Octopodes. D'ailleurs une couche de tissu conjonctif sépare cette formation de la musculature radiaire infundibulaire. Ces faits font donc prévoir que l'assimilation à une musculature marginale est plus rationnelle.

Chez *Loligo media*, la disposition des muscles acétabulo-cutanés est la même que chez *Sepia officinalis*, mais la couche musculaire n'est plus contiguë à l'épithélium chitinogène qui forme l'anneau corné : elle est nettement séparée de lui par une couche de tissu conjonctif lâche (fig. 22). Ce fait, encore plus tranché que le précédent, ne parle guère en faveur de l'assimilation possible de cette couche à la musculature radiaire sous-infundibulaire. Il est donc très rationnel de la considérer comme une musculature marginale.

FIG. 22. Disposition de la musculature acétabulo-cutanée chez *Loligo media*. × 150. *mac*, musculature acétabulo-cutanée.

NIEMIEC (**1885**, p. 101), qui a observé cette formation chez *Sepioteuthis sepiodea*, *Loligo vulgaris*, *Sepia officinalis* a éprouvé aussi des difficultés lorsqu'il s'est agi de donner une interprétation exacte de son rôle ; il a émis l'opinion qu'elle aidait les muscles dilatateurs dans leur fonction d'étaler la cupule, sans preuve et sans argumentation inébranlable. Il est vrai qu'en dernier lieu, il a une façon de voir plus exacte qui s'harmonise pleinement avec mes conclusions, à savoir que cette musculature contribue, par sa contraction, à attirer les téguments autour de l'orifice de la ventouse, et à en assurer la fermeture hermétique.

Cette disposition n'existe pas dans la ventouse de *Leachia cyclura* si différente des ventouses des Céphalopodes littoraux.

B. Musculature acétabulo-brachiale. — C'est elle qui constitue essentiellement le pédoncule, terme auquel nous donnerons une signification plus étendue que celle que Niemiec (**1885**, p. 82) lui a attribuée. (Voir la note de la page 93.)

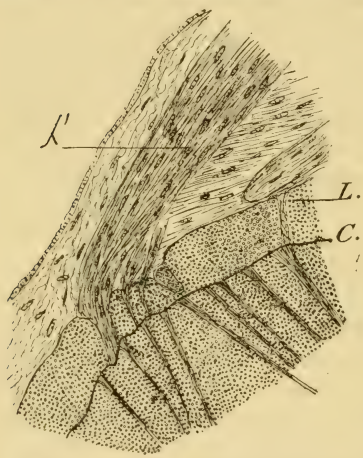


Fig. 23. Mode d'insertion des muscles longitudinaux internes du pédoncule de la ventouse du bras sessile de *Sepiola Rondeletti* Leach. × 80.
λ', muscles acétabulo-brachiaux internes. *L*, musculature extrabrachiale; *C*, gaîne conjonctive.

Le pédoncule, qui, chez *Sepiola Rondeletti*, s'insère latéralement dans la paroi, est constitué par trois séries de muscles.

a. Les muscles longitudinaux (λ, fig. 14; λ', fig. 23; λλ', pl. iv, fig. 30), qui sont les homologues des faisceaux musculaires coniques que nous avons rencontrés chez les Octopodes. Comme eux, en effet, ils sont en rapport avec la musculature intrinsèque du bras et leur insertion avec cette dernière se fait suivant deux modes : Les faisceaux les plus externes (λ., fig. 14 et pl. iv, fig. 30) ont leurs fibres entremêlées avec celles de la musculature oblique du bras et naissent en des points variés de cette dernière ; les fibres se dirigent ensuite normalement à la surface, traversant une couche de fibres longitudinales *L* dont nous n'avons pas encore parlé et qui n'est autre que la musculature interbrachiale ; elles forment ainsi des faisceaux qui traversent le tissu conjonctif sous-cutané. Les faisceaux musculaires

internes (λ', fig. 23 et pl. IV, fig. 30) s'insèrent au contraire contre la gaîne conjonctive *C* du bras, sans avoir de rapport avec la musculature intrinsèque de ce dernier ; comme les précédents, ils traversent la musculature interbrachiale en serpentant à travers le derme. Il n'est donc encore pas exact de dire avec NIEMIEC (**1885**, p. 91-92) que « le système radiaire du bras donne naissance au système longitudinal de la partie basale » du pédoncule. NIEMIEC ne précise d'ailleurs pas très bien ce qu'il envisage comme musculature radiaire du bras.

Ces différents faisceaux longitudinaux ne se continuent pas dans toute l'étendue du pédoncule de la ventouse, contrairement à ce que dit NIEMIEC à propos de *Sepiola Rondeletti* (il est vrai que cet auteur a étudié la ventouse du bras tentaculaire, mais la disposition étant absolument la même, la critique de cette inexactitude reste fondée), et à ce que dit GIROD (**1884**, p. 316) à propos de *Sepia officinalis*. Il n'y a donc pas de muscles longitudinaux dans toute l'étendue du pédoncule ; l'insertion de ces faisceaux se fait contre le feuillet épithélial de la peau, et on n'en trouve plus trace au point précis π (pl. IV, fig. 30) où cette dernière n'est plus constituée que par un épithélium sans tissu conjonctif lâche constituant normalement son derme, c'est-à-dire au point où la « partie basale de la ventouse » de NIEMIEC cesse pour laisser place au « pédoncule » du même auteur.

b. Les muscles transversaux du pédoncule ont, par rapport au nerf qui est contenu à l'intérieur de celui-ci et par rapport aux faisceaux longitudinaux de sa base, les mêmes rapports que la musculature transversale intrinsèque du bras par rapport aux faisceaux musculaires longitudinaux de celui-ci : ces muscles transversaux séparent par paquets les muscles longitudinaux, mais ne se perdent pas, comme le dit NIEMIEC, dans le tissu conjonctif : leurs fibres s'incurvent en arrivant à la périphérie du cône musculaire qui constitue le pédoncule, comme pour former une enveloppe à ce dernier, et c'est l'apparence

résultante qui peut faire croire à la présence de fibres circulaires se continuant jusqu'au point d'insertion du pédoncule et de la ventouse. En réalité, il n'y a aucune fibre musculaire dans toute l'étendue du pédoncule : sur les coupes longitudinales de celui-ci, la musculature d'*apparence radiaire* que l'on observe, se résout, du moins chez *Sepiola Rondeletti*, à la juxtaposition de coupes transversales de fibres musculaires, dont l'alignement simule les fibres radiées, et l'idée d'une musculature radiaire serait rationnelle, si l'examen des coupes transversales du pédoncule ne venait confirmer, chez *Sepiola Rondeletti*, *Sepia officinalis* et *Loligo media*, ce que Niemiec (**1885**) a signalé chez *Sepioteuthis sepioidea*, avec cette différence que les fibres musculaires sont totalement absentes dans la partie la plus effilée du pédoncule. Dans toute la partie rétrécie, il n'existe que des fibres curvilignes, mais non circulaires, circonscrivant le système nerveux. Cette disposition se retrouve chez la Seiche, où l'apparence de ces fibres courbées ferait penser, ainsi que Joubin (**1900**) l'a d'ailleurs constaté, à une musculature hélicoïdale. Il est du reste exact qu'il en soit ainsi chez *Sepia officinalis* et chez certains autres Céphalopodes que Niemiec (**1885**) signale comme présentant ce caractère (*Sepioteuthis sepioidea*, *Enoplotheuthis Oweni*). Mais, en tout cas, il ne paraît y avoir rien de semblable chez la Sépiole et le Calmar, et cette disposition hélicoïdale s'interprête au mieux par ce fait que les fibres curvilignes que nous venons de mentionner chez *Sepiola Rondeletti*, s'insèrent, tout en restant curvilignes, à des hauteurs différentes sur la gaîne conjonctive du pédoncule ; elles ne sont donc pas les prolongements des fibres longitudinales de la base du pédoncule, ainsi que Niemiec (**1885**) et Joubin (**1900**) ont eu tendance à le croire.

Nous avons déjà indiqué plus haut que toute cette musculature pédonculaire n'avait aucun rapport avec celle de la ventouse : elles sont en effet toutes deux séparées par des travées de tissu conjonctif continuant la gaîne conjonctive de la ventouse, et formant une sorte de plexus bien visible (fig. 19),

ne se laissant traverser que par les ramifications du nerf axial du pédoncule.

Il n'y a aucune différence dans les musculatures pédonculaires des ventouses, qu'elles appartiennent aux bras sessiles ou aux tentacules. Il faut cependant ajouter que dans les tentacules, les muscles longitudinaux de la base du pédoncule ont une tendance à acquérir plus d'importance ; c'est du moins ce qu'on observe chez *Sepia officinalis* (fig. 21).

Chez *Leachia cyclura*, il n'y a aucune musculature pédonculaire.

En somme, la topographie générale de la ventouse reste la même : elle présente une assez grande homogénéité, restriction faite, bien entendu, des formations particulières que l'on rencontre chez les animaux pélagiques, ou des particularités telles que crochets ou appendices variés que l'on rencontre sur les bras sessiles, les tentacules ou les hectocotyles.

4. — Musculature interbrachiale.

Que devient, dans le cas des Décapodes, la musculature interbrachiale que nous avons décrite chez les Octopodes ? Les dissections sont impraticables chez les Décapodes petits et chez la Seiche, on ne trouve rien d'aussi bien développé que chez les Octopodes. Les bras sont serrés les uns contre les autres, attachés les uns aux autres par des muscles qui sont loin d'avoir l'importance de ceux que nous avons déjà rencontrés ailleurs.

Lorsqu'on examine les coupes transversales du bras tentaculaire ou sessile d'un Décapode quelconque (j'ai observé à cette intention *Sepiola Rondeletti*, *Sepiola atlantica*, *Sepia officinalis*, *Loligo media*, *Rossia macrosoma*, *Leachia cyclura*), on constate qu'en dehors de la gaîne conjonctive limitante de la musculature brachiale intrinsèque, il existe (*L*, fig. 14, 15, 16, 17 et pl. IV, fig. 30) une couche de fibres transversalement coupées et par conséquent longitudinales par rapport au bras. Cette couche,

qui a été déjà signalée par JOUBIN (1900) comme faisant partie de la musculature propre du bras, chez *Sepia officinalis*, paraît être particulière aux Décapodes, et en effet l'examen des coupes transversales des bras d'Octopodes ne montre rien de semblable au premier abord. Cependant si l'on cherche à élucider les rapports que cette musculature apparemment surajoutée possède avec les muscles voisins, on constate :

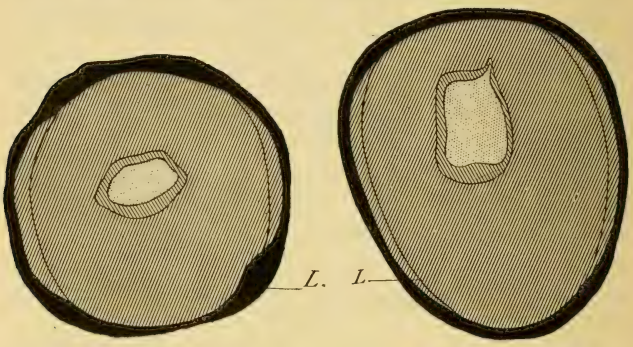


FIG. 24. Disposition schématique de la musculature extrabrachiale chez *Sepiola Rondeletti* Leach. × 45.
L, musculature extrabrachiale.

FIG. 25. Disposition schématique de la musculature extrabrachiale chez *Sepia officinalis*. × 45
L, musculature extrabrachiale.

1° Que cette couche est extérieure à la gaîne conjonctive limitante de la musculature intrinsèque du bras ;

2° Qu'il n'existe pas extérieurement à cette couche, de couche musculaire dans toute l'étendue du derme conjonctif ;

3° Que cette couche se laisse traverser par les muscles de la musculature pédonculaire ou musculature acétabulo-brachiale et que les fibres de cette dernière ne se fusionnent pas avec la couche considérée, mais avec la musculature oblique latérale, à moins qu'elles ne s'insèrent directement sur la gaîne conjonctive brachiale.

Or, si l'on observe des coupes transversales du bras des Oc-

topodes, il est facile de voir que ces trois caractères appartiennent également à la musculature interbrachiale de ces derniers. L'homologie des rapports indique donc l'homologie des formations, et cette homologie trouve du reste un argument affirmatif de plus dans l'étude comparée des dispositions de cette musculature chez divers Décapodes.

Si l'on veut bien comparer ces musculatures (fig. 14, 15, 16), on constate que l'épaisseur de cette couche, assez considérable chez les Sépioles (pl. IV, fig. 30, et fig. 24) et la Seiche (fig. 25) diminue beaucoup suivant la ligne médiane dorsale du bras chez *Loligo media* (fig. 26) et qu'il y a là un point de rapprochement avec ce que l'on trouve chez les Octopodes. Du reste, les renforcements latéraux de cette couche supplémentaire (et cela est particulièrement sensible dans l'hectocotyle de *Loligo media*) correspondent aux renflements latéraux figurés dans la coupe transversale du bras d'*Octopus vulgaris* (fig. 2). La coupe faite à la base même de deux des bras chez un Décapode (fig. 27), n'indique-t-elle pas au mieux la ressemblance qu'il y a avec les mêmes parties chez les Octopodes ?

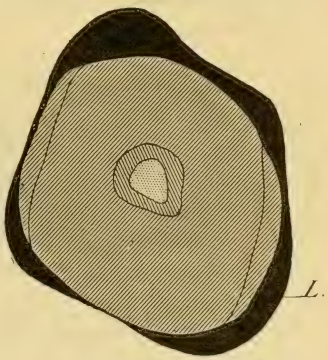


FIG. 26. Disposition schématique de la musculateur extrabrachiale chez *Loligo media* Lin. × 45. *L*, musculature extrabrachiale.

Chez les Octopodes, cette musculature longitudinale extrabrachiale a d'ailleurs un correspondant effectif dans la région comprise entre les points de sortie des nerfs acétabulaires. Si l'on veut bien se reporter en *h* (pl. I, fig. 2 et fig. 2), dans la région comprise entre les bras et la ventouse, on y observera une couche de muscles transversalement coupés, et qui complètent le cercle déformé que forme la musculature interbra-

chiale, telle que nous la connaissons chez les Octopodes.

Relativement à ceux-ci, il serait conséquemment possible de formuler une hypothèse quant au processus conduisant à la disposition anatomique de leur musculature interbrachiale. En partant du type archaïque d'où sont issus les Octopodes et les Décapodes, pourquoi ne supposerait-on pas qu'en raison de la tendance à une mobilité plus grande des bras chez ceux qui devaient évoluer vers le type Octopode, la musculature extrabrachiale ait été en quelque sorte obligée de s'écarter de la musculature extrinsèque du bras, s'isolant ainsi beaucoup

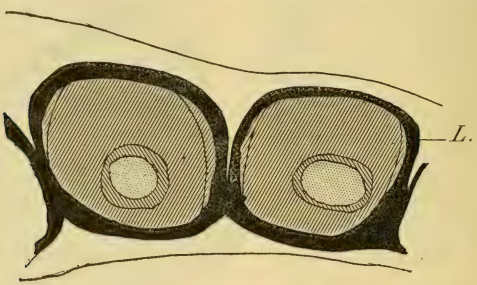


Fig. 27. Coupe transversale basilaire de deux bras contigus de *Sepia officinalis* montrant la disposition de la musculature extrabrachiale *L.* × 45.

mieux dans sa partie médiane, en restant séparée de celle-ci par un tissu conjonctif lâche pénétré par les vaisseaux ? — On conçoit aussi que par l'étirement de cette zone, provoquée dans un sens latéral, l'amincissement de la couche musculaire se fasse d'autant plus sentir qu'on l'observe dans le voisinage du point d'attache des fibres. C'est ainsi que dans la région de la ligne médiane externe du bras, l'amincissement de cette couche s'exagère à tel point que, sur les coupes transversales, les sections des fibres paraissent isolées les unes des autres. L'épaisseur augmente jusqu'à la région *i* (fig. 2) et recommence à diminuer graduellement jusque vers la région interne, où les faisceaux de fibres sont séparés les uns des autres par les muscles acétabulo-brachiaux. C'est cette disposition qui

s'observe facilement chez *Octopus vulgaris, Eledone moschata, Argonauta argo* et vraisemblablement chez tous les Octopodes.

Il y a donc correspondance entre la musculature extrabrachiale des Décapodes et la musculature interbrachiale des Octopodes. Il est à remarquer que cette couche extrabrachiale se retrouve chez *Leachia cyclura*, dont la musculature est si réduite; mais, comme la musculature intrinsèque, la musculature extrabrachiale n'existe que dans la région du bras avoisinant les ventouses. Elle est totalement absente dans la région opposée.

5. — Musculature des lames marginales.

On sait qu il existe, chez une grande quantité de Décapodes, des appendices lamellaires occupant en totalité ou en partie soit l'un, soit les deux bords de la face interne des bras sessiles ou de la palette tentaculaire. Ces lames minces n'existent pas chez les Octopodes; elles ne sont même pas constantes chez les Décapodes et les Sépiolidés, en particulier, en sont totalement dépourvus. Certaines de ces lames foliacées (palette tentaculaire de la Seiche par exemple), portent même des ventouses pédiculées. Ces expansions marginales sont essentiellement constituées par des muscles et du tissu conjonctif.

Chez *Sepia officinalis* (pl. III, fig. 29), les coupes transversales de la palette tentaculaire montrent que la masse musculaire qui constitue l'expansion en son centre, est située en dehors de la musculature longitudinale extrabrachiale, dont elle est séparée par une couche de tissu conjonctif *tc*: elle est constituée par des muscles longitudinaux *m*, dont les sections se montrent nettement dans toute l'étendue de l'expansion. Ces muscles sont divisés en paquets rectilignes ou curvilignes par des trabécules musculaires transversaux *mt* plus ou moins nettement accompagnés, suivant les régions examinées, de couches légères de tissu conjonctif. Dans la région voisine de la musculature fondamentale du bras, ces trabécules sont telle-

ment serrés les uns contre les autres qu'ils simulent une bande musculaire unique, appliquée sur le tissu conjonctif qui la sépare de la musculature extrabrachiale. Une bande musculaire de fibres transversales *bm* s'accole sur toute l'étendue inférieure de la lame, traverse les téguments du bras et vient s'insérer contre la gaîne conjonctive périphérique de la musculature intrinsèque, après avoir traversé les fibres de la musculature extrabrachiale. Tout cet ensemble est recouvert par la peau *p*, l'épithélium *ep*, paraissant ici à peu près totalement dépourvu de cellules glandulaires. La peau ne renferme aucun chromatophore.

La lame marginale qui supporte des ventouses présente la même structure fondamentale, mais avec moins de régularité et de netteté, surtout en ce qui concerne les trabécules transversaux ; l'épaisseur des téguments y est également réduite. Dans le bras sessile, on retrouve également des appendices lamellaires marginaux ; mais ils ne portent jamais de ventouses, et leur structure y est beaucoup moins typique. C'est ainsi que les muscles longitudinaux n'y ont plus une aussi grande importance. Le tissu conjonctif dermique y est richement pourvu de chromatophores, contrairement à ce qu'on observe dans la palette tentaculaire.

On retrouve des formations analogues dans le système tentaculaire de *Loligo media* (bras sessile et tentacule). Chez *Leachia cyclura*, on les retrouve également, mais très différentes : elles sont en effet complètement dépourvues de toute fibre musculaire (*lm*, pl. IV, fig. 31), conformément au caractère général primitif de cet animal. On y trouve périphériquement quelques gros chromatophores globuleux.

6. — Physiologie et mode de fonctionnement des différentes parties de l'appareil pédieux des Décapodes.

Dans son ensemble, le système pédieux des Décapodes se déplace avec moins de facilité que celui des Octopodes. Les bras

sessiles n'ont pas la mobilité des bras correspondants de ces derniers, et le fait s'explique par la différence d'importance des deux musculatures interbrachiales : on conçoit facilement comment, chez les Décapodes, l'égalité de répartition périphérique des fibres de cette musculature se prête peu, aux déplacements latéraux des bras ; on conçoit également que l'enroulement des extrémités des bras se fasse beaucoup moins facilement.

Le fonctionnement de la ventouse paraît à première vue très différent de ce qu'il est chez les Octopodes : mais cependant, restriction faite des différentes particularités anatomiques des ventouses des deux groupes, le fonctionnement reste le même au fond, et d'Orbigny (**1835-1848**, Introduction p. 24) en disant que les « cupules des bras tentaculaires des Décapodes ont la même forme que celle des Octopodes, à cette différence près qu'elles sont souvent inégales..... » ne se trompait pas autant que veut bien le dire Niemiec (**1885**, p. 90) qui semble attacher une grande importance aux proportions relatives des parties constituantes de la ventouse. Il est vrai que cette appréciation est donnée à la suite de l'étude des ventouses de *Sepiola Rondeletti* où ces différences s'exagèrent ; mais il n'y a là que des différences bien superficielles. Le fonctionnement reste en réalité le même dans son essence, et voici ce qui résulte de l'observation des faits.

Nous distinguerons deux phases, une phase de contraction et une phase de dilatation.

A. Phase de contraction. — Elle est semblable à la phase correspondante chez les Octopodes :

a. Les sphincters (sphincter principal et sphincters acétabulaires, seuls existants) se contractent. Le sphincter principal tend à serrer à sa base l'anneau corné et à restreindre par conséquent de plus en plus la cavité de l'infundibulum, pendant que les sphincters acétabulaires tendent à pousser la masse charnue, le « piston » de tous les auteurs, vers l'intérieur de la ventouse ;

b. Les muscles méridiens se contractent en même temps, et comme leurs points d'insertion sont fixes (bord de la musculature infundibulaire et base de l'anneau corné) le fond de la cupule ne peut que se relever sous leur influence ;

c. Ce mouvement est encore favorisé par la contraction des muscles radiaires sous-infundibulaires qui tendent à évaser le bord marginal de l'infundibulum;

d. Les muscles marginaux, lorsqu'ils existent (*Sepia officinalis*, *Loligo media*), ne peuvent qu'attirer la peau dans le voisinage de la ligne de contact, et favoriser la fermeture hermétique de la cavité.

Tout est donc identique, dans cette phase, à la phase de contraction des ventouses des Octopodes : comme chez ces derniers, les musculatures intrinsèque (moins les fibres radiaires) et acétabulo-cutanée rentrent en jeu.

B. Phase de dilatation. — Elle s'effectue de la façon suivante :

a. Les sphincters se relâchent, ainsi que la musculature méridienne et les muscles radiaires sous-infundibulaires, conformément à ce qui se passe chez les Octopodes ;

b. Les muscles radiaires de la cupule et de l'infundibulum se contractent et tendent à rapprocher le bord interne de la cavité du bord externe opposé de la cupule, la contraction de la musculature pédonculaire, qui se fait dans le même sens, ne permettant pas de supposer le fait inverse ; les muscles marginaux restent contractés, assurant ainsi la fermeture hermétique ;

c. Toute la musculature pédonculaire entre en jeu et tire sur le fond de la cupule : les muscles longitudinaux tirent sur la peau, surtout dans la région basilaire du pédoncule, celle que Niemiec a dénommée « partie basale de la ventouse », et sont aidés par les muscles hélicoïdaux du rétrécissement pédonculaire ; l'ensemble exerce une traction sur le plexus conjonctif acétabulaire, par l'intermédiaire duquel le fond de la cupule suit le mouvement en faisant un vide d'autant plus grand que la con-

traction des muscles acétabulo-brachiaux et de la musculature radiaire de la ventouse est plus considérable.

Il y a donc des muscles actifs et des muscles passifs dans ces deux temps. Dans la phase de contraction, le rôle actif appartient aux sphincters, aux muscles méridiens, aux muscles sous-infundibulaires, les muscles radiaires et pédonculaires restant passifs. Les rôles sont intervertis dans la phase de dilatation.

Critique et analyse des opinions émises sur le fonctionnement de la ventouse des Décapodes

Les opinions que Girod (1884) et Niemiec (1885) ont formulées au sujet du fonctionnement de la ventouse des Décapodes sont beaucoup plus exactes que les opinions qu'ils ont émises au sujet des Octopodes.

Les explications de Girod (p. 398) sont naturellement incomplètes, puisque ni les sphincters acétabulaires, ni les muscles méridiens, ni la musculature acétabulo-cutanée n'y rentrent en ligne de compte.

Niemiec (1885) envisage la contraction comme se faisant sous les mêmes influences musculaires que moi-même, mais reste incomplet, puisqu'il ne parle pas de la musculature acétabulo-cutanée, et que sa conception de l'anatomie musculaire du pédoncule est inexacte.

Les opinions émises par ces deux auteurs à propos des Décapodes sont résumées avec les miennes dans les deux tableaux suivants :

PHASE DE CONTRACTION

C = Muscles contractés. — R. Muscles relâchés ou passifs. — ▬ Muscles non observés par les auteurs. — [?] Muscles observés dont le rôle n'a pas été interprété. — ? Indique une particularité observée par les auteurs, mais mal définie.

		INTERPRÉTATION PERSONNELLE	INTERPRÉTATION DE GIROD	INTERPRÉTATION DE NIEMIEC
Musculature intrinsèque de la ventouse	Sphincters principal....	C	C	C
	Sphincters acétabulaires.	C	▬	C
	Muscles radiaires.....	R	R	R
	Muscles méridiens.....	C	▬	C
Musculature extrinsèque acétabulo-cutanée	Muscles radiaires sous-infundibulaires.....	C	▬	?
	Muscles marginaux (1)....	C	▬	▬
Musculature extrinsèque acétabulo-brachiale	Faisceaux longitudinaux pédonculaires (2).....	R	R (3)	R (3)
	Faisceaux transversaux ou hélicoïdaux	R	[?]	[?]

PHASE DE DILATATION

Mêmes signes conventionnels que dans la phase de contraction.

		INTERPRÉTATION PERSONNELLE	INTERPRÉTATION DE GIROD	INTERPRÉTATION DE NIEMIEC
Musculature intrinsèque de la ventouse	Sphincters principal.....	R	R	R
	Sphincters acétabulaires.	R	▬	R
	Muscles radiaires	C	C	C
	Muscles méridiens	R	▬	R
Musculature extrinsèque acétabulo-cutanée	Musculature radiaire sous-infundibulaire.....	R	▬	?
	Muscles marginaux (1)....	C	▬	▬
Musculature extrinsèque acétabulo-brachiale	Faisceaux longitudinaux pédonculaires (2).....	C	C (3)	C (3)
	Muscles transversaux ou hélicoïdaux.....	C	[?]	[?]

(1) Nous avons vu que, chez certains genres, leur existence peut être sujette à contestation.
(2) Nous avons vu que ces muscles n'occupent pas, au moins chez certaines espèces, l'étendue intégrale du pédoncule.
(3) Les faisceaux longitudinaux mentionnés par GIROD et NIEMIEC sont envisagés par eux comme occupant toute l'étendue du pédoncule.

CHAPITRE V

LE SYSTÈME NERVEUX (1)

La topographie générale du système nerveux des Céphalopodes est connue. Depuis SWAMMERDAM (**1738**), qui assimila aux nerfs brachiaux les nerfs labiaux et buccaux, et TILÉSIUS (**1800** *a*) qui étudia le système nerveux de la Seiche et considéra les nerfs brachiaux comme provenant de la masse sus-œsophagienne, l'innervation des Céphalopodes fut étudiée par CUVIER (**1817**) sur le genre *Octopus*, par delle CHIAJE (**1829**), POLI (**1826**) sur l'Argonaute, BRANDT et RATZEBURG (**1833**), sur la Seiche, GARNER (**1834**), van BENEDEN (**1838**) sur *Argonauta argo*, de SIEBOLD et STANNIUS (**1849**). En laissant de côté les erreurs d'observation qu'on rencontre inévitablement dans les travaux des plus anciens auteurs, les considérations exactes contenues dans ces différentes travaux peuvent se résumer facilement, en disant que chaque bras est parcouru dans toute son étendue par un axe nerveux se renflant à des distances régulières en ganglions plus ou moins rapprochés au point de se toucher et même de se confondre (Décapodes). Ces nerfs sont réunis entre eux à la base des bras, avant d'y penétrer, par des communications nerveuses que CUVIER (**1817**) et divers auteurs parmi lesquels on peut citer plus particulièrement CHÉRON

(1) A cette époque, où les avis partagés par les neurologistes se rattachent à deux théories opposées sur la nature du système nerveux, la théorie fibrillaire et la théorie de l'indépendance du neurone, il pourrait paraitre singulier de ne pas chercher à se rendre compte, indépendamment de toute idée préconçue, de ce que le système nerveux des Céphalopodes pourrait apporter en faveur de l'une ou de l'autre de ces théories. On pourrait en particulier croire, en se bornant à la lecture de ce travail, qu'il ait été rédigé sans la moindre préoccupation des théories actuellement en cours sur la fibrillation des nerfs et sur la théorie de la continuité du système nerveux dans toute l'étendue d'un organisme. Il est nécessaire de faire remarquer ici que la complexité du système nerveux des Céphalopodes ne paraît pas propice à l'étude minutieuse de son histologie, surtout lorsqu'on se propose de rechercher laquelle des deux théories est exacte. Il vaut mieux s'adresser à des êtres moins élevés en organisation. Ne voulant prendre parti ni pour l'une ni pour l'autre de ces théories, je tiens à expliquer ici les raisons de la terminologie que j'ai utilisée : si j'ai parlé de neurones, de fibres nerveuses, etc., ce n'est que dans le but d'utiliser un moyen commode de m'exprimer et de décrire avec le plus de clarté possible une innervation complexe. Qu'il s'agisse de neurone ou d'éléments nerveux, il sera toujours possible de s'y reconnaître et d'avoir une idée d'ensemble exacte du système nerveux des Céphalopodes, quelque théorie qu'on admette.

(1866) ont fort bien décrites, principalement chez les Octopodes. Je n'insisterai ici que sur les particularités que présente l'innervation propre du bras, abstraction faite des connexions des différents troncs nerveux à leur base, avant leur pénétration dans chacun des appendices pédieux. Chez les Céphalopodes, on trouve donc un axe nerveux qui occupe la partie centrale du bras et qui constitue sa masse nerveuse principale. Cet axe nerveux est séparé du tissu musculaire enveloppant par une gaîne de tissu conjonctif périnerveux (*c*, fig. 1 et *tcp*, fig. 2, et *c*, pl. I, fig. 1). Nous étudierons successivement cette couche de tissu périphérique et le système nerveux brachial.

I. — Tissu conjonctif périnerveux.

Cette gaîne a déjà été signalée par Grant (1833) chez les Sépiolidés, et Van Beneden (1838), qui l'a observée chez *Argonauta argo*, l'a désignée sous le nom de « tissu arachnoïdien ». Elle présente les mêmes éléments que le tissu conjonctif sous-cutané, et constitue un réseau lâche *c* (pl. I, fig. 1) traversé par des nerfs sensitifs ou moteurs, des lacunes veineuses *v*, et dans toute la longueur du bras, par l'artère brachiale *a* (pl. I, fig. 1). Il est assez curieux de constater que Chéron (1866), qui a hésité cependant au sujet de la nature de cette gaîne, se soit à ce propos complètement trompé. On lit, en effet, p. 31 de son travail, à propos de l'*Eledone moschata* : « Les nerfs des bras sont entourés, surtout au niveau des renflements ganglionnaires, d'un tissu lâche réticulé dont il est difficile de déterminer la nature » ; plus loin (p. 82), il considère l'enveloppe comme « surtout formée de fibres, et se terminant d'une manière arrêtée par un lacis de fibrilles (fig. 9, n° 4 de l'auteur) à contenu pâle, singulièrement tortueuses, couvertes de noyaux ovalaires, et remplissant presque complètement le canal du bras où elles forment un tissu feutré très peu serré ».

Chéron, qui envisage ces considérations (p. 85) comme applicables à l'*Octopus vulgaris* et qui n'a pas observé cette formation

chez les Décapodes (*Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris*), tend et semble même finir par conclure à la nature nerveuse de ce tissu ; on lit en effet (p. 92), à propos des tubes nerveux de l'*Eledone moschata* : « En général, ces tubes sont droits, *et je n'ai trouvé d'exception que pour les fibres qui forment l'enveloppe des ganglions du bras, et qui remplissent le canal central de ces derniers ;* mais sont-elles bien de nature nerveuse ? Je ne saurai l'affirmer. Ce sont des filaments transparents de 0,$^{m}/_{m}$01 de diamètre, singulièrement tortueux et enchevêtrés et dont la surface est partout recouverte de noyaux ovalaires de 0,$^{m}/_{m}$001 de grand diamètre. Je n'ai pu suivre leurs extrémités jusqu'à une vraie fibre nerveuse. Comme ils ne contiennent rien qui ressemble à une moelle, *je douterais de leur détermination comme fibres nerveuses, si je n'avais vu des noyaux absolument semblables sur certaines ramifications du nerf auditif, et si la surface libre du ganglion étoilé de la Seiche ne présentait des fibres qui leur ressemblent absolument* ». Chéron interprète donc ce tissu comme formé par des éléments nerveux. Owsjannikow et Kowalewsky (**1867**) concluent également dans ce sens : « Die Zellen (il s'agit des cellules nerveuses) sind von mittlerer Grosse und *werden von sehr vielen Gefassen umgeben. Die Gefasse liegen an der ausseren Flache der Nerven, verlaufen dann sich baumformig theilend nach innen.* Der Nervenstamm selbst ist sehr arm an Gefassen ». Par contre cette enveloppe conjonctive a été considérée comme telle par Colasanti (**1876**) chez *Eledone moschata* et soupçonnée, sans être définie avec précision, par Owen (**1880**) chez *Enoploteuthis Cooki* Owen et *Plectoteuthis grandis* Owen. Mes observations confirment donc les opinions antérieurement émises par Grant (**1838**), Van Beneden (**1833**) et Colasanti (**1876**) ; elles s'harmonisent d'ailleurs pleinement avec les faits que Joubin (**1893**) a déjà signalés chez des Céphalopodes pélagiques rares tels que *Chiroteuthis Veranyi* (Férussac) d'Orbigny et (**1896**) *Abraliopsis Pfefferi* Joubin. Il faut toutefois faire remarquer que le tissu conjonctif périnerveux de ces deux Céphalopodes, et particulièrement

du premier, constitue un réseau extrêmement lâche, étant donnée la place occupée par les lacunes veineuses. Cette modification paraît d'ailleurs en rapport avec le genre de vie des animaux pélagiques ; j'ai en effet retrouvé ce peu de condensation du tissu conjonctif périnerveux dans d'autres formes telles qu'*Alloposus mollis* et *Leachia cyclura*, et chez les embryons de Céphalopodes. La présence d'une gaîne conjonctive périnerveuse est d'ailleurs facile à constater chez tous nos Céphalopodes littoraux : *Octopus vulgaris*, *Eledone moschata*, *Rossia macrosoma*, *Sepiola atlantica*, *Sepiola Rondeletti* *Sepia officinalis*, *Loligo media*, etc.

II. — Système nerveux tentaculaire.

Il a déjà été indiqué plus haut ce qu'on en savait au point de vue général. Les travaux de Cuvier (**1817**) et de Chéron (**1866**) résument ces considérations d'une façon très suffisamment complète. Hancock (**1852**) a également donné la disposition générale du système nerveux d'*Ommastrephes todarus*.

Il est nécessaire d'étudier l'innervation du bras séparément chez les Octopodes et les Décapodes.

1°. — *Octopodes.*

A. Système nerveux axial.

Toutes les descriptions classiques s'accordent à reconnaître que le système nerveux axial du bras des Octopodes est occupé par un centre nerveux important qui longe la région centrale du bras dans toute son étendue, et qui, au niveau de chaque ventouse, présente un renflement ellipsoïdal d'où partent des nerfs se dirigeant vers les ventouses. Cette partie importante du système nerveux a été désignée par différentes expressions suivant les auteurs qui l'ont plus ou moins complètement décrite : c'est le *nerf* de Cuvier (**1817**), de de Blainville (**1819**, **1826**, **1827**), de Poli (**1826**), de delle Chiaje (**1829**, **1832**), le *faisceau nerveux* de van Beneden (**1838**), *l'axe nerveux* de Colasanti (**1876**).

Quoi qu'il en soit (et nous verrons dans la suite la dénomination qu'il convient d'attribuer au système nerveux central du bras), l'examen des coupes transversales pratiquées dans le bras de divers Octopodes permet d'y distinguer trois zones bien nettement délimitées. C'est ainsi que chez l'*Octopus vulgaris,* on trouve :

1° Une région périphérique, corticale, à laquelle les matières colorantes rouges dérivées de l'aniline donnent une coloration très rouge *cc* (pl. I, fig. 1). Cette couche est constituée par des cellules nerveuses de dimensions variables, mais pouvant acquérir de 10 μ à 35 μ, surtout dans les régions terminales des branches du fer à cheval dont leur ensemble possède la forme. Le noyau de ces cellules est volumineux *N* (pl. I, fig. 7) et contient des granulations de chromatine parfaitement visibles ; le cytoplasme, qui se teinte en rose plus ou moins intense, suivant les cellules, contient des corpuscules chromophiles de Nissl. L'ensemble de ces cellules forme une couche épaisse, occupant latéralement une épaisseur sensiblement égale au quart de celle de la masse nerveuse tout entière, sauf dans la partie moyenne du fer à cheval, où elle est notablement inférieure. D'ailleurs, latéralement même, l'épaisseur de cette couche est variable : elle s'amincit en effet régulièrement dans l'intervalle de deux ventouses consécutives, toute idée de rangées distinctes et alternantes étant écartée. Il existe des cellules nerveuses dans toute l'étendue du système nerveux brachial. Ces cellules, qui sont unipolaires, ont toutes leurs prolongements dirigés vers le centre du bras, du moins à leur origine. Leur dimension n'est pas uniforme et l'on distingue çà et là des cellules qui sont plus volumineuses que les cellules ordinaires ; on ne peut pas dire que ces grosses cellules sont réparties en des points anatomiques bien constants ; mais indépendamment de leur situation fréquente aux extrémités du fer à cheval, il faut en citer en particulier au centre du fer à cheval lui-même. Cette couche corticale est constituée, par l'ensemble des corps de neurones dont les prolongements forment partiellement, ainsi

que nous le verrons dans la suite, la région la plus centrale de l'organe nerveux ;

2° Une région médullaire *cm* (fig. 2 et pl. I, fig. 1,) centrale, qui ne présente plus aucun corps cellulaire nerveux et qui ne se colore que sous l'influence des colorants plasmatiques. Elle est formée par un enchevêtrement extrêmement complexe de fibres nerveuses provenant de diverses régions et que les méthodes d'imprégnation seules permettent de mettre en évidence. Ces deux régions, corticale et centrale, bien délimitées, dont l'ensemble a une forme généralement quadrangulaire, trapézoïdale, correspondent physiologiquement à la substance grise des centres nerveux des Vertébrés (1). Elles sont formées par des neurones dont les corps cellulaires forment la zone corticale, et dont les prolongements constituent partiellement la substance centrale, le reste de celle-ci étant constitué par les prolongements de neurones sensitifs ou moteurs dont les corps cellulaires sont en dehors de l'axe nerveux.

3° Une région située vers l'extérieur par rapport aux régions précédentes, *M* (fig. 2 et pl. I, fig. 1), et représentée sur les coupes transversales par deux zones sensiblement demi-

(1) Chez les vertébrés, si l'on s'en tient à la définition des substances blanche et grise, telle qu'elles sont adoptées, on peut choisir entre deux alternatives ; ou bien :

A. 1° La substance grise est définie par sa coloration propre ; c'est-à-dire celle des corps de neurones qu'elle renferme, et dans ce cas, aucun autre élément cellulaire ne rentre dans sa définition. Pour fixer les idées et s'en tenir à la moelle épinière, par exemple, les extrémités des prolongements dendritiques centraux des neurones périphériques dont les corps sont localisés dans les ganglions spinaux, les ramifications centrales des neurones moteurs dont les corps sont l'essence même de la substance grise, et les origines centrales des prolongements périphériques de ces neurones moteurs, toutes ramifications ou portions de ramifications intercalées entre les corps de ces neurones ne feraient donc pas partie de la substance grise à proprement parler.

2° La substance blanche est alors définie par tout ce qui n'est pas corps cellulaires; elle comprend donc toute la région myélinique et l'ensemble des prolongements dendritiques qui sont intercalés entre les corps des neurones;

Ou bien :

B. 1° La substance grise comporte non seulement les corps des neurones moteurs, mais avec ceux-ci, tous les prolongements ou portions de prolongement précédemment énumérés, jusqu'à ce que ces derniers soient recouverts par la myéline.

2° La substance blanche reste alors réduite à la région myélinique, uniquement définie par sa coloration.

On verra que, suivant l'une ou l'autre des définitions qu'on adopte, les dénominations à attribuer aux diverses régions de l'axe nerveux brachial des Céphalopodes ne se correspondent plus, Nous adoptons ici la deuxième manière de voir, et nous ferons plus loin une étude critique des faits et conclusions qui découlent de la première.

circulaires, absorbant les colorants plasmatiques plus intensément que la région médullaire. Ces deux zones, sensiblement symétriques par rapport au plan longitudinal axial du bras, sont séparées par une cloison de tissu conjonctif périnerveux qui s'avance jusqu'à la région médullaire et contient la seule artère visible (*a*) dans toute l'étendue du bras. Ces deux régions contiennent des fibres nerveuses dont la plupart (toutes celles qui sont transversalement coupées) sont des *fibres à myéline*, allant directement au cerveau, ainsi que les méthodes d'imprégnation le montreront dans la suite. Lorsqu'on étudie les coupes de matériaux fixés par des réactifs non osmiqués, ces régions paraissent formées par la juxtaposition d'un nombre variable de cercles dont le diamètre varie de 8 μ à 20 μ, et qui ne sont pas autre chose que les fibres myéliniques complètement débarrassées des corps gras qu'elles contenaient, ces substances ayant été dissoutes sous l'influence du chloroforme ou des dérivés plus ou moins méthylés de la benzine qui ont servi à la pénétration des pièces par la paraffine, ou au xylol utilisé dans le traitement des coupes avant les diverses opérations de coloration. C'est cette région qui correspond à la substance blanche du système nerveux central des Vertébrés.

Les régions médullaire et myélinique son pénétrées par un réseau très fin de tissu conjonctif intercalaire constitué par des fibrilles collagènes et des cellules conjonctives (*tc*, pl. I, fig. 1), dont les noyaux ont des dimensions beaucoup plus faibles que ceux des cellules nerveuses. Ce réseau conjonctif est disséminé ; mais il forme cependant des masses plus importantes vers le centre de la région médullaire et suivant la ligne de séparation de celle-ci et de la région corticale, où il est réparti en îlots plus importants, et dont la présence, surtout au centre de l'organe nerveux, est à peu près constante.

Van Beneden (1838) n'a pas observé ces formations chez *Argonauta argo* et Chéron (1866) qui a cependant étudié cette question, en faisant, ainsi que nous l'avons vu précédemment, une confusion en ce qui concerne le tissu conjonctif péri-

nerveux, ne les a pas soupçonnées non plus. COLASANTI (**1876**) est le seul qui ait observé cette disposition chez *Eledone moschata*, où elle existe d'ailleurs, mais sans posséder cependant la régularité et l'importance qu'il tient à lui attribuer dans le but de faciliter le parallèle qu'il établit entre l'axe nerveux du bras des Céphalopodes et la moelle épinière des Vertébrés. Du reste, ce réseau conjonctif ne reste jamais semblable à lui-même, et on

FIG. 28. Coupe longitudinale d'un fragment de bras d'*Octopus vulgaris*, intéressant un ganglion et montrant les origines des nerfs allant à la ventouse correspondante. × 100.
m, muscles ; *tc*, tissu conjonctif périnerveux; *gn*, axe nerveux; *n*, nerfs; *v*, vaisseau.

peut juger de ses variations de forme par l'examen des coupes transversales sériées.

Telle est la disposition d'ensemble de ce système nerveux axial. Quelles sont maintenant ses connexions avec les fibres musculaires ou les cellules sensorielles de la peau et de la ventouse ? La question est du reste fort difficile à traiter, et il est nécessaire d'étudier, pour la conduire à bonne fin, des matériaux imprégnés par les sels d'argent.

Le seul résultat auquel on puisse arriver sans l'utilisation

de cette méthode est le suivant : de l'axe nerveux partent des nerfs N (au nombre de 15 à 20) qui après avoir traversé la gaîne conjonctive périnervienne (fig. 1, pl. I), se perdent, soit dans la musculature intrinsèque du bras, soit dans le tissu conjonctif dermique pour se rendre à la peau ou aux ventouses. C'est ce qui a été vu par les anciens auteurs et ce que Chéron (**1866**) et Jatta (**1889**) ont également observé. Ces nerfs sont plus densément groupés dans les régions culminantes des ganglions correspondant aux ventouses. Le fait est surtout facile à constater lorsqu'on examine des coupes longitudinales de bras, intéressant la chaîne nerveuse (fig. 28). Il reste à signaler les particularités telles que les ganglions signalés par Niemiec (**1885**) sous la ventouse d'*Argonauta argo*. Personne, à ma connaissance, n'a signalé les quatre nerfs ou organes nerveux dissimulés dans la musculature des Octopodes, et situés aux extrémités de la musculature longitudinale latérale périphérique. Les différentes dénominations à donner aux différents nerfs qui président aux mouvements du bras étant la conséquence de la direction des fibres nerveuses, il importe d'étudier au préalable les directions de ces dernières.

B. Connexions entre les différents éléments nerveux

1. Méthode. — Comme dans toutes les circonstances du même genre, la méthode de Golgi, modifiée par R. y Cajal, doit être ici modifiée en raison de la nature même du matériel étudié (1).

J'indiquerai donc tout d'abord le procédé technique qui m a donné de si bons résultats sur l'*Octopus vulgaris*. Les fragments de bras, petits, de 2 à 3 $^{m}/_{m}$ d'épaisseur, sont plongés pendant 48 heures au moins et 60 heures au plus dans la solution suivante, maintenue à une température de 25 à 30°.

Bichromate de potasse à 2 % dans l'eau...	4	parties
Acide osmique à 1 %.....	1	—

(1) Je tiens, à cette occasion, à remercier ici Mademoiselle Scawinscka, de l'Institut Pasteur, qui m'a donné, au début de ces recherches, les renseignements et conseils nécessaires pour les conduire à bonne fin.

Les pièces sont légèrement lavées à l'eau distillée, plongées dans une solution d'azotate d'argent à 0, 75 % et maintenues à l'obscurité à la température ordinaire, pendant 24 heures au moins. On fait les coupes à main levée au rasoir, suivant la méthode générale adoptée, et on monte au baume de Canada, sans lamelle et après éclaircissement préalable.

L'examen du matériel ainsi imprégné et débité en coupes ne suffit pas pour se faire une idée exacte de la topographie des éléments nerveux. En effet, la disposition complexe des nerfs en rapport avec le bord de la ventouse et la musculature de celle-ci, et avec la musculature acétabulo-brachiale, fait que sous l'action de fixateurs aussi énergiques que la solution osmiquée, il se produit une rétraction des différents nerfs, dans des directions variées, et comme la méthode n'entraîne l'imprégnation que d'un certain nombre d'éléments nerveux, on n'a aucune certitude de la direction prise par les divers prolongements, dont le parcours est trop considérable pour n'être pas sectionné au cours de la confection des coupes. Il faut donc, non seulement utiliser les préparations imprégnées, mais encore comparer et compléter les résultats auxquels leur observation conduit à ceux qui sont fournis par l'examen des coupes colorées par les méthodes ordinaires.

2. — Etude des coupes transversales et longitudinales du bras de l'*Octopus vulgaris*. Les nombreux examens de matériaux ainsi traités démontrent (fig. 29) :

a. L'existence d'éléments nerveux, périphériques, *a*, provenant de la peau, et plus particulièrement du bord de la ventouse, et dont je n'ai pu déterminer en toute sûreté que les ramifications du prolongement central. Celui-ci, facile à suivre avec détail, pénètre dans l'axe nerveux du bras en traversant la musculature et la gaîne conjonctive qui l'enveloppe, de même que le tissu conjonctif périnerveux, et finit par se ramifier en arborisations terminales, dans l'axe nerveux du bras. La réunion de ces fibres constitue les nerfs sensibles, qui semblent entrer dans la cavité du bras exclusivement par les angles ménagés

dans la musculature intrinsèque de part et d'autre du muscle longitudinal interne.

b. Des cellules unipolaires, *b*, dont le corps est situé dans la

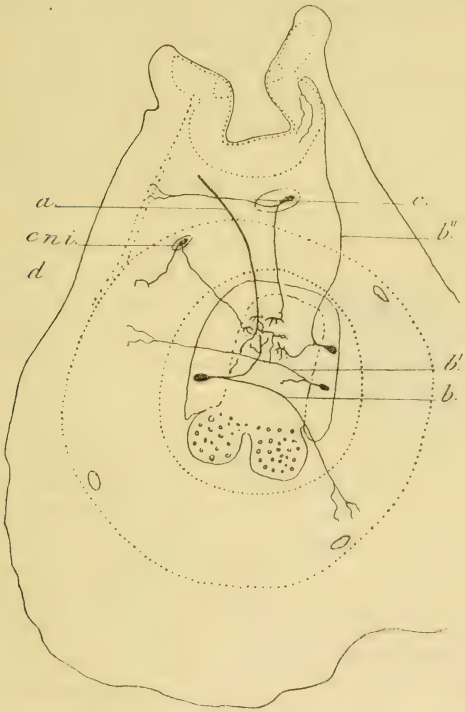


FIG. 29. Figure demi-schématique montrant la disposition des éléments nerveux suivant une coupe transversale du bras d'*Octopus vulgaris*. × 35.

a, élément sensitif ; *b*, *b'*, *b''*, éléments moteurs ayant leurs corps dans la zone corticale de l'axe nerveux ; *c*, élément moteur dont le corps est dans la masse sous-acétabulaire ; *d*, élément moteur intramusculaire ; *cni*, cordons nerveux intramusculaires.

zone corticale de l'axe nerveux, et dont les prolongements se ramifient dans l'étendue de la substance médullaire. L'un de ces prolongements présente des ramifications qui entrent en connexion avec les ramifications terminales centrales des

neurones sensitifs, et l'autre, géneralement plus long, sort de la substance médullaire, traverse la substance corticale et la gaîne conjonctive périnervienne pour contribuer à la formation de différents nerfs moteurs suivant que l'on considère tel ou tel corps cellulaire de la substance corticale. C'est ainsi que le prolongement centrifuge de tel neurone (*b*) sortira par l'extrémité opposée du fer à cheval formé par la substance corticale pour aller innerver les régions de la musculature intrinsèque situées dans le voisinage ; que le prolongement de même nature d'un autre neurone (*b'*) contribuera à former l'un des nerfs qui innervent la région latérale de la même musculature, ou bien (*b''*) sortira par l'un des angles contigus au muscle longitudinal interne pour s'unir à ses congénères et former des nerfs qui suivant un trajet inverse des nerfs sensitifs, entrent en connexion avec la musculature intrinsèque de la ventouse, pénétrant dans celle-ci par des points voisins de son rétrécissement.

c. Des cellules nerveuses *c*, localisées exclusivement dans une masse ganglionnaire que Niemiec seul (**1885**, p. 74, pl, iv, fig. 1, *g*) a jusqu'à présent signalée chez *Argonauta argo* sous le nom de ganglion central, et qui se retrouve d'ailleurs chez tous les Octopodes. Seulement, je ne crois pas devoir partager l'avis de Niemiec au sujet de l'interprétation de cette masse comme un ganglion unique, et au sujet de ses rapports avec les organes environnants. Pour Niemiec, le « ganglion central » est unique et n'envoie de fibres nerveuses qu'aux parois de la chambre acétabulaire. En réalité, cette masse est composée de deux parties bien distinctes et nettement séparées l'une de l'autre par une cloison de tissu conjonctif (fig. 30 et *clc*, pl. 1, fig. 6). A l'intérieur de chacune de ces parties, on observe des cellules ganglionnaires unipolaires. De cet ensemble, partent des fibres traversant les gaînes conjonctives, et l'étude de leur direction chez *Octopus vulgaris*, confirmée par une étude identique chez *Eledone moschata* montre :

1° Que certaines d'entre elles rayonnent autour de leur point

de départ pour s'attacher aux parois de la cupule, qu'elles traversent pour se terminer dans les muscles extrinsèques de celles-ci (1) ;

2° Que les autres fibres sont en rapport avec les muscles acétabulo-brachiaux. Je suis indécis quant à dire si ces nerfs sont exclusivement en rapport avec les cônes musculaires, ou s'ils le sont aussi avec la musculature annulaire extrinsèque. En tous cas, ils le sont sûrement avec les premiers ;

3° Que la masse ganglionnaire sous-acétabulaire est reliée à l'axe nerveux central du bras, non plus seulement par un seul nerf, ainsi que NIEMIEC l'a vu chez *Argonauta argo*, mais par plusieurs nerfs, en rapport avec chacune des deux parties de la masse; il en existe certainement au moins deux chez *Octopus vulgaris* (fig. 30). Les fibres nerveuses qui partent de la masse sous-acétabulaire vont-elles respectivement à la ventouse, ou à la musculature acétabulo-brachiale, suivant qu'elles partent de l'une ou de l'autre des parties qui constituent cet organe, c'est ce qu'il ne m'a pas été possible d'élucider, mais on peut en tous cas conclure de ces observations que la masse ganglionnaire sous-acétabulaire des Octopodes, le « ganglion central » de NIEMIEC, peut être considéré comme formé par la réunion de deux ganglions contenant des éléments nerveux moteurs, dont les prolonge-

FIG. 30. Masse nerveuse sous-acétabulaire d'*Octopus vulgaris* Lam. × 250.

(1) Il importe de faire remarquer ici que je n'ai jamais pu trouver avec précision les points où ces nerfs pénètrent dans la ventouse. Les imprégnations montrent que la musculature radiaire de la cupule est pénétrée par des prolongements dendritiques qui se ramifient entre les fibres musculaires pour s'insérer définitivement sur certaines d'entre elles, mais je n'ai que des probabilités au sujet de la continuité de certaines de ces fibres avec celles du ganglion précité, tandis que cette continuité n'est pas douteuse en ce qui concerne les fibres venant directement de l'axe nerveux. En tous cas, la présence de ramifications dendritiques dans la muscualture propre de la ventouse montre que les mouvements de contraction de celle-ci ne sont pas dus, ainsi que COLASANTI (1876) semblait avoir tendance à le croire, à l'exclusive contractilité des muscles qui la constituent.

ments centripètes sont en relation avec les prolongements centrifuges d'éléments nerveux sensibles, et que les connexions de ces éléments s'effectuent dans la substance médullaire de l'axe nerveux. On peut d'ailleurs distinguer les deux régions nerveuses ainsi accolées en donnant à celle qui est la plus rapprochée de la ventouse le nom de « *région acétabulaire* » et à celle qui est la plus rapprochée du bras le nom de *région brachiale*.

J'ai également retrouvé cette disposition chez *Argonauta argo*, *Tremoctopus carena* et *Alloposus mollis* ; mais, en raison de la rareté de ce dernier animal, je n'y ai pas pratiqué de coupes et n'ai pu constater la division probable de la masse sous-acétabulaire en deux régions distinctes. Des cordons nerveux de dimensions visibles à l'œil nu partent de cette masse les uns s'insérant sur la ventouse, les autres sur la musculature acétabulo-brachiale.

d. Des cellules nerveuses (*d*) (fig. 29) situées dans la musculature intrinsèque du bras et formant quatre groupes très nets et très constants chez les Octopodes. Ces cellules nerveuses se retrouvent dans toutes les coupes transversales du bras et on peut en conclure qu'elles forment dans leur ensemble quatre cordons nerveux inclus dans la musculature brachiale intrinsèque. Le prolongement centrifuge de ces cellules entre en rapport avec la musculature intrinsèque du bras ; bien qu'il ne me soit pas possible d'indiquer si ces cellules innervent des fibres musculaires d'un groupe anatomique constant, appartenant de toutes façons à la musculature intrinsèque du bras, on ne peut conclure d'une autre manière ; le prolongement centripète traverse la musculature intrinsèque du bras, le tissu conjonctif périnerveux, et se ramifie dans la substance médullaire de l'axe nerveux.

Ces quatre troncs nerveux intramusculaires sont donc des centres nerveux ganglionnaires de nature motrice. Ils jouent par rapport à la musculature intrinsèque du bras et peut-être, par rapport à des régions très spécialisées de cette muscula-

ture, le même rôle que les éléments nerveux de la masse sous-acétabulaire par rapport aux muscles qu'ils innervent.

D'après ce qui précède, un élément nerveux sensitif peut donc être en relation, par l'intermédiaire de la substance médullaire de l'axe nerveux, avec trois sortes d'éléments moteurs : ceux de la substance corticale de l'axe, ceux du ganglion sous-acétabulaire, ceux des quatre cordons nerveux intramusculaires ; il est donc facile de concevoir, d'après cela, ce que peut être, dans le bras des Octopodes, un acte réflexe simple. L'excitation initiale est transmise de la peau, soit par l'intermédiaire d'une cellule sensorielle spéciale (cellules du bord de la ventouse par exemple), soit par l'intermédiaire de cellules de sensibilité tactile moins spécialisée, à un élément sensitif dont le prolongement centrifuge conduit l'excitation, à l'un des éléments moteurs dont il a été précédemment question, et dont les prolongements centrifuges sont en relation soit avec la musculature intrinsèque du bras, soit avec la musculature acétabulo-brachiale, soit avec celle de la ventouse, ou à plusieurs de ces éléments en même temps.

Le cycle ainsi décrit par l'influx nerveux correspond à l'acte réflexe simple de la moelle épinière des Vertébrés ; il ne fait entrer en ligne de compte que deux éléments nerveux, et la volonté de l'animal n'intervient en aucune façon dans le fonctionnement. Ceci explique le fait expérimental bien connu mis en évidence par un grand nombre d'auteurs et plus particulièrement par Paul Bert (**1867**) et (**1867** *a*), Colasanti (**1876**) et Léon Frédéricq (**1878**), à savoir que le bras sectionné d'un Octopode continue à se mouvoir comme s'il était encore rattaché au corps de l'animal. Trois sortes d'éléments moteurs peuvent donc entrer dans le cycle réflexe déterminé par l'excitation d'un neurone sensitif périphérique quelconque.

Comment les choses se modifient-elles maintenant lorsque la volonté intervient ? L'étude des coupes longitudinales du bras nous donne à cet égard d'excellents renseignements.

L'examen d'une semblable coupe montre que la totalité

de l'étendue de l'axe nerveux est également divisée en trois zones distinctes : corticale, médullaire et myélinique (fig. 31). La substance corticale *c* est criblée de points jaunâtres qui correspondent aux noyaux des corps cellulaires, la substance médullaire *m* est grisâtre, et la région myélinique *m y* présente une coloration presque parfaitement blanche. Dans cette dernière région, on distingue deux sortes de lignes présentant une coloration plus foncée : les unes (*m y*) sont larges, bien délimitées

FIG. 31. Coupe longitudinale d'un bras d'*Octopus vulgaris*, montrant les rapports des éléments nerveux. × 35.
c, zone corticale; *m*, zone médullaire; *ca*, cylindre axe des éléments nerveux centraux ; *my*, myéline ; *t*, terminaisons des nerfs dans les muscles ; *M*, muscles.

à bords nettement parallèles, d'une coloration brunâtre : c'est la myéline qui est ainsi colorée ; je n'ai jamais observé que le cylindre-axe enveloppé se colorait en même temps que la myéline . Les autres (*ca*) sont au contraire d'un noir intense, d'épaisseur variable et vont d'un bout à l'autre du bras. En effet, l'examen des différentes coupes longitudinales ne m'a jamais fait observer dans cette région, le moindre corps cellulaire. Ces lignes qui correspondent chacune à un cylindre-axe, finissent par se recourber pour entrer dans la substance médullaire, et présentent de distance en distance des points

de bifurcation d'où s'isolent des trajets de même nature, subparallèles au tronc qui leur a donné naissance, mais plus fins ; de ces trajets nerveux partent dans des directions perpendiculaires ou subperpendiculaires d'autres ramifications qui se divisent plus ou moins après pénétration dans la substance médullaire où s'effectuent leurs connexions avec les ramifications d'un neurone sensitif ou d'un neurone moteur. Ces ramifications ne sont que les prolongements irrégulièrement divisés d'éléments nerveux dont les corps cellulaires résident dans le système nerveux encéphalique, ainsi que le démontre l'examen de la partie sous-œsophagienne du cerveau du Poulpe, imprégnée aux sels d'argent, où tous ces cylindres-axes affèrent en restant parallèles et contigus les uns aux autres. Quels sont ceux de ces éléments qu'il conviendrait d'interpréter comme éléments sensitifs centraux ou éléments moteurs centraux ? Je l'ignore complètement, n'ayant pu acquérir aucune certitude au sujet du mode de connexion des éléments périphériques avec ces éléments intermédiaires dans l'étendue de la substance médullaire. Mais il n'est pas douteux qu'il existe là les deux sortes d'éléments centraux ; ce que l'on sait des mœurs et de la physiologie des Céphalopodes ne pouvant se prêter à l'interprétation contraire. Ces éléments centraux s'articuleraient donc, soit avec les éléments sensitifs périphériques, soit avec les trois sortes d'éléments moteurs précédemment énumérés.

Dans ces conditions, l'acte volontaire des Octopodes peut se comparer à l'acte volontaire des Vertébrés : il suffit d'intercaler dans le schéma de l'acte réflexe simple, le détour que subit l'excitation initiale par son passage à travers les deux éléments centraux pour se rendre compte de l'analogie des deux cycles.

Différents auteurs ont d'ailleurs déjà tenté de montrer les rapprochements existants entre les systèmes nerveux des Céphalopodes et des Vertébrés, en comparant en particulier

le système nerveux brachial à la moelle épinière. La conclusion est légitime, mais il est juste de dire que les observations et le raisonnement faits pour y parvenir ne sont pas toujours bien fondés. C'est Van Beneden (1838, p. 14) qui le premier paraît avoir apporté dans cette comparaison plus de circonspection que tous ses prédécesseurs : il considère que, chez *Argonauta argo*, le « faisceau nerveux de chaque pied est composé de deux nerfs bien distincts, dont l'un forme les renflements ganglionnaires de distance en distance, et dont l'autre est composé de fibres cylindriques . » Cette interprétation n'est pas exacte ; pour mon compte, je n'ai jamais observé de différence entre les deux cordons myéliniques auxquels Van Beneden fait évidemment allusion, et il existe entre les fibres longitudinales de chacun d'eux et leurs ramifications les mêmes rapports avec les cellules nerveuses de l'axe nerveux. Le prétendu « isolement du nerf ganglionnaire » que Van Beneden dit avoir obtenu sur l'Argonaute avec les plus grandes difficultés ne s'est pas fait sans rupture des prolongements dendritiques au cours des dissections. Ces observations erronées le conduisent cependant à croire chez les Céphalopodes à l'existence des « nerfs du sentiment et du mouvement ». Toutefois, ajoute-t-il (p. 15), « il nous reste cette grande différence à signaler, que dans les animaux vertébrés, cette séparation devient apparente par un seul ganglion très rapproché de l'origine des nerfs du sentiment (racine postérieure) tandis que ce renflement ganglionnaire se répète chez les Céphalopodes sur toute la longueur du nerf que nous croyons être celui du sentiment ». Van Beneden considère donc le « renflement ganglionnaire » ininterrompu du bras des Céphalopodes comme l'homologue des ganglions spinaux des Vertébrés, et conclut à leur rôle sensible : nous verrons, et présumons déjà d'après ce qui précède, ce qu'il faut penser de cette comparaison séduisante.

Chéron (1866, p. 81), étudiant les coupes transversales des bras d'*Eledone moschata* et d'*Octopus vulgaris*, et définissant comme « noyau » l'ensemble des cellules nerveuses et des

prolongements formant la substance médullaire, assimile cet ensemble à la substance blanche. De toutes façons, cette comparaison est inexacte, puisque c'est au moins à la région myélinique qu'il faut attribuer cette définition (1). C'est cette région myélinique que Chéron et Pelvet (1867) considèrent comme des nerfs simples.

Colasanti (1876) envisage la question avec beaucoup plus de justesse lorsqu'il considère l'axe nerveux du bras comme un organe nerveux central. On lit, en effet p. 629 : « Devono adunque i nervi centrali delle braccia dei cefalopodi, per i quali sarà opportuno introdurre il nome di *assi nervosi*, essere riguardati intieramente come organi centrali nervosi, e non possono più annoverarsi, come finora da tutti fu fatto, tra i nervi periferici ». Il ne partage du reste ni les opinions de Van Beneden (1838), ni celles de Chéron (1866), et homologue avec beaucoup de précision (p. 630) aux diverses parties de la moelle épinière des Vertébrés ce qu'il considère comme substances blanche et grise de l'axe nerveux du bras des Céphalopodes. « La sostanza bianca consta di due cordoni simmetrici che in un taglio trasverso sono tondeggianti ed occupano quella parte dell' asse nervoso, che è più vicina alla superficie esterna del braccio. La sostanza grigia sta più vicina alla superficie interna del braccio, si divide in una parte che haa cellule ganglionari ed in una altra che ne è sfornita ; quest' ultima nel suo aspetto microscopico, presenta la più grande somiglianza colla sostanza molecolare della corteccia cerebellare ».

Colasanti est donc d'accord avec les définitions du paragraphe B de la note de la page 120.

Von Uexkühl (1893) considère les cellules de l'axe nerveux comme étant des éléments moteurs, soit de la musculature intrinsèque du bras, soit de la musculature acétabulo-brachiale ; les ganglions qu'on observe sur l'axe nerveux seraient donc de

(1) En effet, si l'on se rattache aux définitions groupées dans le paragraphe A de la note de a page 120, la « substance blanche » de Chéron, comprendrait ainsi la substance grise et une partie de la substance blanche véritable ; si l'on se rattache aux définitions groupées dans le paragraphe B, la région myélinique n'entre plus en ligne de compte.

nature motrice, ce qui ne confirme pas les idées de Van Beneden (1838).

Ces avis étant ainsi résumés et mis provisoirement à l'écart, comparons les actes réflexes simples chez les Vertébrés et chez les Octopodes. Chez les Vertébrés, dans la moelle épinière, l'élément nerveux sensible a son corps cellulaire dans le ganglion spinal, l'élément nerveux moteur à l'intérieur de la moelle (substance grise). Les ganglions spinaux sont donc des ganglions sensitifs et ne sont donc pas physiologiquement comparables aux ganglions moteurs que nous avons rencontrés chez les Céphalopodes. Chez ces derniers, le système périphérique sensible est disséminé dans l'étendue des téguments, et les quelques corps cellulaires, peu nombreux il est vrai, que j'ai observés dans la peau ne confirment pas l'idée émise par Colasanti (1876), qu'il n'existe aucune cellule nerveuse en dehors de l'axe nerveux du bras. Ce système nerveux disséminé est donc l'homologue des ganglions spinaux des Vertébrés et la zone corticale de l'axe nerveux, l'homologue de l'ensemble des corps de neurones de la substance grise de la moelle. Il en est de même des ganglions sous-acétabulaires et des cordons nerveux intramusculaires. Ces conclusions sont donc contraires à celles de Van Beneden (1838), de Chéron (1866), d'Owsjannikow et Kowalewsky (1867), qui considéraient le « nerf brachial » comme exclusivement périphérique, et se renflant pour former des ganglions de même nature. Colasanti (1876) et von Uexküll (1893) ont au contraire posé des conclusions s'harmonisant mieux avec les miennes.

En résumé,

1° La substance grise de la moelle épinière des Vertébrés est homologue à l'ensemble des zones corticale et médullaire, et la substance blanche comparable aux deux régions myéliniques. La disposition anatomique seule est différente ;

2° Toutes les cellules nerveuses de l'axe nerveux, des ganglions sous-acétabulaires, et des cordons nerveux intramusculaires

sont des cellules motrices. Les ganglions des bras des Céphalopodes sont donc des ganglions moteurs ;

3° De l'axe nerveux partent des nerfs sensibles et des nerfs moteurs dont les points de jonction avec l'axe sont irrégulièrement disposés, les nerfs sensibles semblant pénétrer exclusivement dans la cavité du bras, par les angles supérieurs contigus à la musculature longitudinale interne.

Il reste à savoir si les renflements de l'axe nerveux correspondent à des ganglions qui, primitivement séparés au début de la formation du bras, viendraient à se fusionner au cours de son développement, ou si véritablement les cellules nerveuses se formeraient indistinctement dans toute l'étendue de l'axe nerveux, sans qu'il y ait au début de distinction primordiale. Dans le premier cas, et sur ce point seulement, Chéron (**1866**) et Owsjannikow et Kowalewsky (**1867**) auraient raison sur Colasanti (**1876**), tandis que la priorité en ce qui concerne l'interprétation exacte serait renversée dans le cas contraire. Le manque d'embryons d'Octopodes ne m'a pas permis de résoudre ce point et l'étude que j'ai faite d'*Argonauta argo* et de *Tremoctopus carena* chez lesquels l'écartement des ventouses pouvait me faire espérer apercevoir des interruptions dans la série des cellules nerveuses, entre les renflements consécutifs, ne m'a donné aucun résultat susceptible de trancher la question : partout les cellules nerveuses recouvrent l'axe nerveux ; le fait seul de l'amincissement de la couche cellulaire entre deux renflements successifs plaide en faveur de la première hypothèse, sans être susceptible de lui servir de critérium bien remarquable. L'amincissement de la couche corticale ne serait-il pas dû, en effet, à un étirement de l'axe nerveux dans le sens longitudinal au cours du développement du bras ?

La question ne change du reste rien aux conclusions anatomiques et physiologiques précédemment indiquées.

D'autre part, faut-il admettre avec Colasanti (**1876**, p. 631-632) qu'il n'existe aucune séparation ou localisation des éléments anatomiques moteurs et sensitifs ? — S'il n'est pas pos-

sible de répondre indubitablement à cette question, on conviendra que tout ce qui a été exposé précédemment plaide fort en faveur de la présence de nerfs spécialement sensitifs et de nerfs spécialement moteurs, et que l'absence de symétrie dans le nombre et le mode de naissance des nerfs de part et d'autre de l'axe nerveux, ainsi que Colasanti l'invoque à l'appui de son hypothèse, est loin d'être un argument suffisant en sa faveur Je considère donc les fibres sensibles comme séparées des fibres motrices, sauf dans la région myélinique, où l'absence de toute différence entre les deux parties qui la constituent n'autorise pas à conclure, comme Van Beneden (1838), à des nerfs de nature différente.

En tous cas, l'étude de l'innervation axiale du bras des Octopodes, démontre que l'organe tout entier n'est pas exclusivement un nerf, et que la dénomination d'*axe nerveux* que Colasanti (1876) utilisa pour la première fois, et qui a été constamment utilisée au cours de ce qui précède, s'harmonise mieux avec la réalité des faits.

2°. — *Décapodes.*

L'ensemble du système nerveux des Décapodes est également connu et, abstraction faite des travaux des auteurs anciens, on en trouvera la description dans le travail de Chéron (1866), relativement à *Sepia officinalis* et à *Loligo vulgaris*. Il n'existe plus de renflements ganglionnaires le long des nerfs brachiaux, de sorte que les axes nerveux ont l'aspect de cônes allongés plus ou moins aplatis, d'épaisseur uniformément décroissante.

La disposition des différentes couches anatomiques que nous avons rencontrées chez les Octopodes est ici, à peu de chose près, sensiblement la même. Les différences seront mises en évidence dans les descriptions qui vont suivre.

Chez *Sepiola Rondeletti*, l'axe nerveux présente les trois mêmes régions précédentes ; seulement la couche corticale n'a pas la même régularité que chez les Octopodes ; elle est plus asymétrique et plus fournie du côté de la ventouse située dans

son voisinage (pl. IV, fig. 30) que du côté opposé. Elle est toujours formée par de grosses cellules, mais la disposition de l'ensemble est modifiée en ce sens qu'une séparation nette tend à s'y produire ; elles se répartissent en deux groupes latéraux empiétant légèrement sur le côté interne de l'axe nerveux, mais ne se touchant plus. Entre ces deux parties se trouve alors une région nouvelle que les Octopodes ne comportaient pas : une nouvelle zone de tubes à myéline (fig. 32). Il en résulte que la substance médullaire est complètement circonscrite par deux zones corticales et deux zones myéliniques alternant ici les unes avec les autres. La région myélinique interne est beaucoup moins développée que la région externe. Les mêmes particularités se retrouvent chez *Sepiola atlantica*.

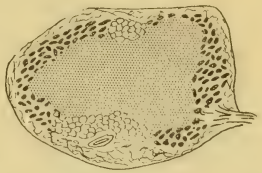


FIG. 32. Coupe de l'axe nerveux du bras sessile de *Sepiola Rondeletti* Leach. × 40.

Chez *Sepia officinalis* (fig. 33), la disposition reste la même, mais l'ensemble reprend sa symétrie, vraisemblablement en raison du rapprochement considérable des ventouses des bras sessiles ; on y observe toujour les deux zones de tubes à myéline, la zone externe présentant encore la même disposition que celle des Octopodes, mais la zone interne est toujours plus petite, plus elliptique et relativement plus importante que ne l'était celle des Sépiolidés. Les deux parties de la région myélinique externe, si nettement tranchées chez les Octopodes ne le sont pas aussi nettement chez les Sépiadés : le sillon de séparation

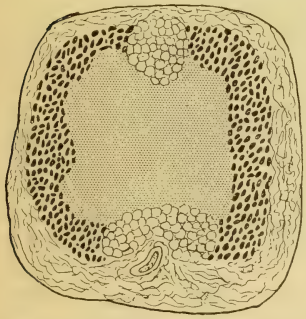


FIG. 33. Coupe de l'axe nerveux du bras sessile de *Sepia officinalis* Lin. × 40.

y est beaucoup moins accentué. Cette disposition se retrouve également d'ailleurs dans le bras sessile de *Loligo media* (fig. 34), et chez *Leachia cyclura* (fig. 35), chez lequel le système nerveux brachial, bien différencié, présente une couche corticale très réduite.

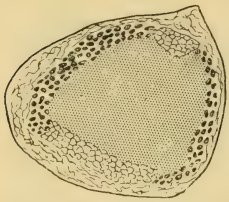


FIG. 34. Coupe de l'axe nerveux du bras sessile de *Loligo media* Lin. × 40.

La disposition de l'axe nerveux dans la palette tentaculaire et le tentacule présente les mêmes particularités que dans le bras sessile. Il faut toutefois faire remarquer qu'en général l'axe devient plus volumineux, beaucoup plus riche en corps cellulaires dans la région corticale de la palette que dans l'étendue de la longueur du tentacule. Il est de plus fort intéressant de constater que chez *Sepia officinalis* (fig. 36, et pl. IV, fig. 35) et chez *Loligo media* (fig. 37), l'axe nerveux du tentacule est extrêmement riche en tubes nerveux à myéline, aussi bien dans sa partie externe que dans sa partie interne et que cette abondance de tubes nerveux correspond à une diminution du nombre des corps cellulaires dans la zone corticale, ici réduite à deux petites bandes très nettement séparées l'une de l'autre et circonscrivant, avec les régions myéliniques, une substance médullaire elle-même réduite, surtout chez *Sepia officinalis*.

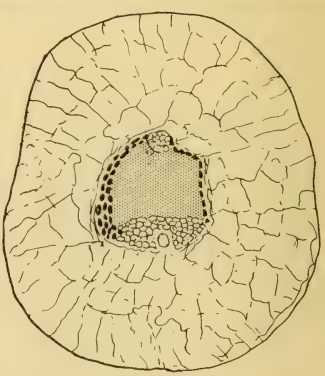


FIG. 35. Coupe de l'axe nerveux du bras sessile de *Leachia cyclura* Les. × 40.

De cet axe nerveux partent, comme chez les Octopodes, des nerfs sensibles et des nerfs moteurs; mais la disposition de

ces nerfs est tout à fait différente de celle que nous connaissons chez les Octopodes. Je ne puis malheureusement homologuer en toute certitude les différentes particularités anatomiques qui vont suivre avec ce qui a trait aux Octopodes, en raison du peu de succès que j'ai eu dans l'application des méthodes d'imprégnation; cependant les nerfs qui se dirigent et se perdent dans la musculature axiale du bras sont sûrement les homologues des nerfs moteurs du bras des Octopodes; on les retrouve aussi bien dans le bras sessile que dans le tentacule.

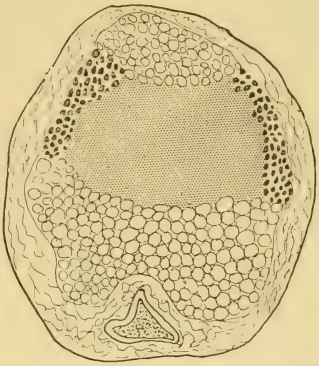


FIG. 36. Coupe de l'axe nerveux du tentacule de *Sepia officinalis* Lin. × 40.

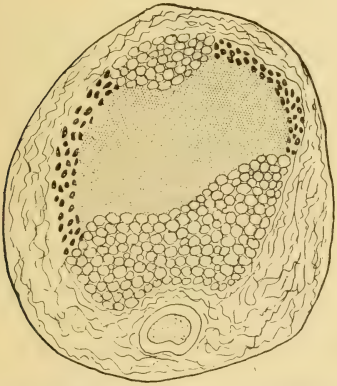


FIG. 37. Coupe transversale de l'axe nerveux tentaculaire de *Loligo media* Lin. × 40.

En ce qui concerne le reste du système nerveux, on peut dire que les nerfs périphériques qui forment autour de chaque ventouse des Octopodes un cône dont ils sont les génératrices, sont ici condensés en un nerf unique *n* (pl. IV, fig. 30) qui, après avoir traversé la gaîne conjonctive périnervienne et la musculature intrinsèque du bras, occupe l'axe entier du pédoncule et se divise en un certain nombre de faisceaux nerveux, disposés comme les rayons d'un cercle.

Après avoir traversé la musculature intrinsèque de la cavité acétabulaire, ces différents faisceaux s'introduisent entre l'épithélium de la ventouse et le sphincter principal, traversent le tissu conjonctif qui forme le derme au bord externe de la ventouse et entrent en rapport avec les muscles ou les cellules sensorielles de la peau. C'est ce nerf central (partiellement au moins) et son épanouissement que Niemiec (**1885**, p. 86) a confondu avec une partie de la musculature longitudinale du pédoncule. « Les fibres longitudinales du pédoncule, dit-il, se recourbent dans le fond de la ventouse et en prennent la forme jusqu'à leur point d'insertion à l'épithélium dans la région de l'anneau corné ».

Je n'ai pu suivre ces nerfs et voir les connexions de leurs fibres avec les cellules de la peau. Mais on remarquera que la disposition des nerfs de la ventouse présente, chez les Octopodes et chez les Décapodes, une certaine analogie. Si ces nerfs sont extracupulaires, tout au moins partiellement, dans le premier cas, et intracupulaires dans le second, ils n'en sont pas moins disposés suivant les génératrices de cônes d'angle très aigu dans le premier cas, et d'angle très obtus dans le second, si l'on considère comme sommet de ce dernier cône le point anatomique où s'effectue la séparation des fibres du tronc commun. Cela fait naître l'hypothèse vraisemblable qu'en raison de la pédonculisation du col des ventouses chez les Décapodes, l'allongement du col a pu provoquer un rapprochement de plus en plus accentué des nerfs et provoquer leur fusion à leur base. L'étude du système pédieux dans les premiers stades du développement des Décapodes permettrait seule de trancher définitivement la question. Il est vrai que Niemiec (**1885**, p. 104) a émis à ce sujet une autre hypothèse, suivant laquelle le nerf pédonculaire des Décapodes serait l'homologue de sa « branche axiale » des Octopodes, mais du fait que cette dernière est constituée par des élements moteurs, il nous faudrait admettre que le nerf pédonculaire des Décapodes est également constitué par des éléments exclusivement mo-

teurs, et alors quel serait le trajet des fibres sensibles ? — L'impossibilité de répondre à cette question fait donc complètement rejeter cette hypothèse, et conclure que le nerf pédonculaire des Décapodes contient à la fois des fibres sensibles et des fibres motrices.

Cette disposition se retrouve d'ailleurs chez tous les Décapodes que j'ai examinés : *Sepiola Rondeletti*, *Sepiola atlantica*, *Rossia macrosoma*, *Sepia officinalis*, *Loligo media*.

Il reste à étudier ce qui peut correspondre, chez les Décapodes, à l'innervation intramusculaire du bras et au ganglion sous-acétabulaire. Il est ici encore très difficile d'approfondir complètement la question. En ce qui concerne l'innervation longitudinale intramusculaire, au sujet de laquelle l'interprétation à donner au sujet de la nature des éléments n'est cependant pas douteuse, on ne rencontre ni le nombre, ni la même localisation des cordons que chez les Octopodes. Chez ces derniers, on sait que les quatre cordons nerveux intramusculaires se retrouvaient aux mêmes places quels que soient les genres examinés. Chez les Décapodes, le nombre et l'emplacement de ces cordons paraissent également constants, si l'on en tient du moins aux résultats auxquels conduisent mes observations : mais il y a ici six cordons nerveux longitudinaux répartis suivant les emplacements indiqués *cni* (fig. 15, 16, 17 et pl. IV, fig. 30, 31 et 32); mais, ainsi qu'on peut le voir, ces cordons sont situés dans la musculature extrabrachiale, qui nous l'avons vu, correspond à la musculature interbrachiale des Octopodes. Deux cordons seulement, dont un volumineux, existent dans la musculature extrabrachiale de *Leachia cyclura* (pl. IV, *cni*, fig. 31). L'étude du développement pourrait seule fixer sur cette divergence anatomique.

Il reste à parler du ganglion sous-acétabulaire, et l'on peut ici placer deux hypothèses s'éliminant mutuellement. Examinons d'abord les faits sans les interpréter : l'examen de la coupe d'une ventouse d'un Décapode quelconque et de son pédoncule faite longitudinalement par rapport à ce dernier,

montre que le nerf pédonculaire n'est pas également constitué par des fibres nerveuses ; on y distingue aussi des cellules nerveuses analogues à celles qui constituent la zone corticale de l'axe nerveux. Peu nombreuses dans le pédoncule des ventouses des Sépiolidés, où NIEMIEC (**1885**) ne les a pas mentionnées, elles sont au contraire très nombreuses dans le pédoncule des ventouses de *Sepia officinalis* et surtout dans celui des ventouses tentaculaires (fig. 21) ; elles forment un véritable ganglion intercalé sur le trajet du nerf pédonculaire. NIEMIEC a du reste bien vu cette formation chez *Sepia officinalis* et *Sepioteuthis sepioïdea* ; il l'a constatée, également, mais moins nette, chez *Onychoteuthis Lichtensteini* et *Enoploteuthis Oweni*. D'autre part, tout à fait contre la membrane conjonctive sous-épithéliale de la cavité acétabulaire, laquelle présente à ce niveau une dépression plus ou moins accentuée garnie de hautes cellules épithéliales (fig. 21) que GIROD (**1884**) avait déjà signalées chez *Sepia officinalis*, se trouve un petit organe généralement ellipsoïdal ou sphérique *c* (fig. 20 et 21) que NIEMIEC (**1885**, p. 83 et 103) n'a vu que chez *Sepiola Rondeletti* et qui est constitué par un amas de petites cellules se présentant au microscope comme une petite surface criblée de noyaux serrés les uns contre les autres. Cet amas est enveloppé de toutes parts par une capsule conjonctive résistante, sur laquelle s'insèrent les tractus conjonctifs provenant du pédoncule et qui servent de points d'insertion à des fibres musculaires. Ce corps, qui est net et régulier chez *Sepiola Rondeletti*, est encore beaucoup plus net chez *Loligo media* et chez *Sepia officinalis* (fig. 21). NIEMIEC, qui n'a pas vu de cellules nerveuses au sein du système nerveux axial pédonculaire, conclut à l'homologie de cet organe avec le ganglion absent. Mais comme cet organe existe indépendamment des cellules pédonculaires, puisque tous deux se retrouvent chez les Décapodes, il faut bien conclure : ou bien que ce corps énigmatique (pris tout d'abord par NIEMIEC pour un corps cartilagineux destiné à servir de points d'insertion à différents muscles) n'est pas un ganglion

nerveux, — ou bien qu'il existe à cet endroit un ganglion nerveux, et qu'en conséquence, le pédoncule et la ventouse auraient chacun un ganglion nerveux propre. Si la vérité concorde avec cette dernière hypothèse, il faut bien avouer que cela n'est pas évident *a priori*, du moins si l'on se borne à l'examen des coupes : si la ressemblance des cellules du corps énigmatique avec des cellules nerveuses ordinaires est assez grande dans le pédoncule et la ventouse du bras tentaculaire de *Sepiola Rondeletti*, cette ressemblance ne persiste pas dans la ventouse du bras sessile, pas plus que dans les parties correspondantes de *Sepia officinalis* où la forme des cellules du corps énigmatique précité rappelle d'autant moins celle des cellules nerveuses du pédoncule que leur groupement en grand nombre dans un espace relativement restreint masque encore plus leur forme, et contribue à leur donner des dimensions plus restreintes. Il faut encore ajouter que cette masse cellulaire paraît complètement isolée du reste du système nerveux et que l'on n'a aucune assurance quant à la présence de cordons nerveux susceptibles d'y aboutir.

Mais, d'autre part, si l'on conçoit combien l'hypothèse de l'existence d'un corps cartilagineux ne se concilie pas avec ce qu'on trouve chez les Octopodes, on ne peut s'empêcher de penser aux deux régions groupées dans la masse sous-acétabulaire de ces derniers, et remarquer que la présence de ces deux régions nerveuses dans la ventouse des Décapodes est tout à fait compatible avec ce que l'on sait des Octopodes. Le corps énigmatique serait alors un ganglion nerveux, ainsi d'ailleurs que le concluait Niemiec à la suite d'observations inexactes. Il en résulterait que, chez les Décapodes, les deux régions de la masse sous-acétabulaire seraient séparées, et en effet on ne trouve plus rien de la gaîne conjonctive qui les séparait chez les Octopodes. Le prolongement centrifuge des cellules nerveuses de la région brachiale devrait innerver la musculature pédonculaire, qui correspond à la musculature acétabulo-brachiale. Le ganglion acétabulaire innerverait la ventouse, comme cela

arrive probablement chez les Octopodes, mais je dois dire ici que je n'ai pu apercevoir, pas plus que NIEMIEC, de connexions entre ce ganglion et la musculature acétabulaire.

Chez *Leachia cyclura*, on distingue aussi avec facilité le nerf axial pédonculaire, mais je ne puis rien affirmer quant à la séparation vraisemblable et en tous cas peu accentuée, des régions ganglionnaires. Le matériel que j'ai étudié ne m'a pas permis, en raison de sa fixation insuffisante, d'apercevoir en toute sûreté les cellules nerveuses qui correspondent à la région brachiale. Il est d'ailleurs possible qu'en raison de la petitesse du pédoncule et de l'absence de tissu musculaire, cet organe soit très réduit. Ce qu'il y a de certain, c'est qu'à la place occupée par la région acétabulaire, on observe un corps *msa* (pl. IV, fig. 31) enclavé dans le tissu conjonctif qui constitue l'essence même de la ventouse, et présentant de grandes cellules que l'on ne songerait guère à considérer comme des cellules nerveuses, si ce n'était l'homologie que leur situation présente avec les cellules semblablement placées des Céphalopodes chez lesquels il est facile de les reconnaître sans aucun doute.

Il est donc probable que le corps énigmatique signalé pour la première fois par NIEMIEC dans la ventouse du bras tentaculaire de *Sepiola Rondeletti*, est un ganglion nerveux correspondant à la région acétabulaire de la masse nerveuse sous-acétabulaire des Octopodes.

Il résulte de ceci que l'axe nerveux du pédoncule de la ventouse des Décapodes, contiendrait, réunies en une seule et même partie, trois sortes de nerfs :

1° Les nerfs périphériques, épanouis dans la ventouse suivant les génératrices d'un cône et se réunissant en un faisceau unique, se dirigeant suivant l'axe du pédoncule, et englobant :

2° Un faisceau nerveux moteur, innervant la musculature acétabulo-brachiale et se renflant en un ganglion ici complètement isolé du ganglion interposé sur le trajet du faisceau suivant, qui serait également :

3° Un faisceau nerveux moteur, innervant la musculature

acétabulaire, et se renflant au sommet du pédoncule en un ganglion correspondant à la région acétabulaire du ganglion des Octopodes.

Ces conclusions s'harmoniseraient ainsi avec ce que l'on sait du système nerveux des Octopodes, mais il est nécessaire d'ajouter qu'elles ne sont pas le résultat exclusif d'observations histologiques aussi complètes qu'il serait désirable, en raison du peu de succès obtenu sur les Décapodes par les méthodes d'imprégnation. Elles ne sont basées que sur l'observation d'un matériel fixé par les méthodes de fixation et de coloration habituelles et les considérations comparatives, importantes il est vrai, précédemment exposées (1).

Chapitre VI.

ÉTUDE COMPARÉE DES VENTOUSES DANS LES DEUX GROUPES DE CÉPHALOPODES DIBRANCHIAUX

Cette anatomie compliquée de la ventouse et de ses annexes étant exposée, on peut se demander ce qu'il faut penser des opinions émises au sujet des rapports ou analogies existant

(1) Tout récemment Madrid Moreno (**1905** *b*) utilisant une méthode de rehcerches antérieuement décrite (**1905** *a*), et basée sur les phénomènes de radio-activité du bromure de radium, a publié un travail sur l'innervation de la ventouse des Céphalopodes. Ce travail est divisé en deux parties : une partie technique, très longue, et une partie histologique, au contraire très courte et seule intéressante au point de vue qui nous concerne. Après avoir donné très succinctement les grandes lignes de la disposition d'ensemble de la ventouse, l'auteur, qui n'indique pas à quel genre de Céphalopode il s'est adressé, et qui est vraisemblablement un Décapode, ne fait aucunement mention des nerfs intramusculaires et de la masse nerveuse sous-acétabulaire. La présence des nerfs traversant la musculature intrinsèque du bras y est indiquée, mais il faut faire remarquer que, pour quiconque possède bien à fond la structure du bras des Céphalopodes, le texte et les figures auxquelles renvoie l'auteur ne paraissent nullement concorder. A en juger par la lecture du texte, les figures 2*a*, 3*a*, 4*a*, 5*a* de ce travail doivent se rapporter au moins à la musculature acétabulo-brachiale, alors que les figures en question rappellent en tous points ce que l'on rencontre dans la musculature intrinsèque du bras, où les fibrilles se terminent dans les muscles par de petits boutons. Dans le même travail et dans une note plus récente (**1906**) l'auteur mentionne les plexus nerveux du fond de la chambre acétabulaire, et le mode de pénétration du nerf dans les parois. Je ne puis que confirmer ces recherches ; toutefois rien n'est mentionné quant à la provenance de la branche extérieure de ce nerf par rapport à la cupule ; ce nerf vient-il directement de l'axe nerveux du bras, ou de la masse sous-acétabulaire ? — La question ne comporte donc encore aucune vérification indubitable sur ce point.

entre les ventouses des deux groupes. L'avis le plus ancien qui ait été formulé à cet égard, est celui de d'ORBIGNY (1835-1848), déjà mentionné. COLASANTI (1876) a mentionné que la ventouse de l'*Eledone moschata* était construite sur un plan très différent que celle d'*Architeuthis dux* Steenstrup. Il est vrai qu'il ne connaît ce Céphalodode que par le travail de KEFERSTEIN (1866).

P. GIROD (1884), dans un travail dont les conclusions, on le sait, sont basées sur des erreurs capitales, ne peut que rationnellement constater l'hétérogénéité de structure des ventouses des deux groupes, et NIEMIEC (1885), qui le premier a cherché à montrer la nature des rapports qu'elles possèdent, n'a pas traité la question aussi complètement qu'elle peut l'être.

En groupant et comparant entre eux, en effet, les différents caractères anatomiques, on peut arriver à rapprocher les deux sortes d'organes et à juger de leur homologie.

1° HOMOLOGIES DU SYSTÈME MUSCULAIRE. — Dans la ventouse, l'analogie des musculatures radiaires acétabulaire et infundibulaire est indéniable ; il en est de même des sphincters, et si les sphincters infundibulaires manquent chez les Décapodes, on peut sans risquer la moindre inexactitude dans les conclusions penser que leur absence est corrélative de la présence d'un anneau corné indéformable sur lequel ils ne sauraient agir. Il reste la musculature méridienne qui, contrairement à ce qui se passe chez les Octopodes, ne présente pas, chez les Décapodes, ce caractère de réunir ses éléments au centre du plancher de la cupule. Nous verrons plus loin comment on pourrait expliquer cette divergence dans le mode d'insertion musculaire.

La musculature extrinsèque présente aussi des homologies remarquables : les différents muscles de la musculature acétabulo-cutanée sont évidemment les homologues dans les deux groupes ; il est vrai que les muscles marginaux ne paraissent pas toujours exister chez les Décapodes, mais il n'y a pas là d'argument susceptible de diminuer la valeur de l'assertion.

En ce qui concerne la musculature acétabulo-brachiale, nous avons vu que les muscles longitudinaux du pédoncule de la ventouse des Décapodes ont les mêmes connexions avec la musculature extrinsèque du bras que les éléments des faisceaux coniques de la musculature acétabulo-brachiale des Octopodes ; qu'à la musculature radiaire, très réduite en tous cas, du col de la ventouse des Octopodes correspondait une musculature radiaire au contraire très développée dans le pédoncule des Décapodes ; enfin qu'à la couche musculaire annulaire extrinsèque des Octopodes correspondait une couche de fibres curvilignes dans la partie rétrécie du pédoncule des Décapodes (il est vrai, que relativement à cette dernière homologation, il est impossible de savoir rigoureusement si les fibres de l'anneau musculaire des Octopodes sont ou complètement annulaires, ou simplement curvilignes.

2° Homologies du système nerveux. — Si l'on veut bien revenir aux pages précédentes (pp. 136-145), on constatera qu'il est inutile de revenir ici en détail sur l'homologie des différents nerfs et ganglions des Octopodes et du tronc nerveux pédonculaire compliqué des Décapodes.

Ces différents points étant établis, comment, partant par exemple de la ventouse des Octopodes, faudrait-il insensiblement la modifier pour arriver aux ventouses des Décapodes ?

Supposons que, sous l'influence d'une nécessité de nature biologique, la ventouse tende à s'écarter de la musculature du bras : il en résultera un allongement de la musculature acétabulo-brachiale qui pourra être accompagnée d'un rétrécissement correspondant de l'ensemble, ce qui entraînera la pédonculisation de cette région intermédiaire ; le rapprochement des faisceaux coniques acétabulo-brachiaux entraînera leur confusion, laquelle sera d'autant plus exagérée que, chez les Décapodes, les ventouses sont toutes très voisines les unes des autres. Sous l'influence de cet étirement, on conçoit que les points d'insertion des muscles acétabulo-brachiaux aient une tendance à se rapprocher du centre de la ventouse, de sorte que,

au lieu d'exagerer le vide par la distension des parois (comme cela arrive chez les Octopodes), ces muscles n'agissent plus que sur le fond de la cupule qu'ils déplacent à la façon d'un piston.

Cette condensation du système musculaire entraînera une condensation du système nerveux qui est toujours situé plus profondément, et dès lors il n'est pas surprenant que l'étude anatomique du pédoncule des Décapodes révèle un axe nerveux unique, mais volumineux, contenant en plus des nerfs périphériques et moteurs les deux régions dissociées de la masse nerveuse sous-acétabulaire, l'écartement de celles-ci se trouvant justifié par l'augmentation de la distance séparant les régions innervées. Il est à remarquer, du reste, que chez les Décapodes, la région acétabulaire occupe exactement la même situation relative que chez les Octopodes ; il suffit de constater qu'elle est tout simplement plus rapprochée de la capsule conjonctive de la ventouse au point de toucher celle-ci : c'est comme si le feuillet conjonctif profond de la ventouse, supposé comprimé par le ganglion s'appuyant en son centre, s'était invaginé au point de réjoindre le feuillet conjonctif sous-épithélial. Cette disposition a d'ailleurs été mentionnée antérieurement, et si l'on veut bien se reporter p. 94 on verra que la ventouse et le pédoncule sont séparés en tous points par une cloison conjonctive qui ne se laisse traverser que par les nerfs, et la pénétration de ceux-ci dans la ventouse par cet endroit peut être interprétée comme la conséquence d'un fait comparable et corrélatif du déplacement des points d'insertion de la musculature acétabulo-brachiale.

Enfin, pour revenir au point précédemment laissé de côté au sujet de la musculature méridienne de la ventouse, on s'explique que cette modification de disposition du feuillet conjonctif profond ait entraîné un déplacement de l'origine centrale des muscles méridiens et que ceux-ci soient venus s'insérer contre le feuillet conjonctif ainsi redressé.

Quel que soit d'ailleurs le processus suivant lequel cette modification s'est effectuée (car tout ce qui précède n'est qu'une

façon de présenter des transformations vraisemblables, et non un ensemble de certitudes basées sur une étude embryogénique qu'il est certainement très difficile de conduire), il est certain que les téguments n'ont pas suivi dans leur développement d'accélération parallèle dans le sens superficiel, et c'est probablement en raison de ce retard d'extension que le tissu conjonctif dermique n'existe pas entre le sphincter principal des ventouses et la base du pédoncule, ou plutôt qu'il est réduit à un feuillet conjonctif extrêmement serré. Du reste, si l'on suppose que le derme vienne à se répartir également en épaisseur autour d'une ventouse de Décapode, on verra que la figure obtenue rappelle déjà beaucoup mieux l'image de la ventouse d'un Octopode.

Pour être complet il ne resterait plus qu'à parler de l'asymétrie généralement manifeste des ventouses des Décapodes. Il semble qu'il est bien inutile de revenir sur cette question en rapport avec le mode de fonctionnement de ces appareils qui n'ont pas la mobilité des ventouses des Octopodes, et dont l'action s'exerce, au plus immédiatement, par les bords les plus extérieurement situés par rapport à l'axe des bras.

On voit donc que, malgré la différence morphologique qui existe entre les ventouses des deux groupes, il est possible de les ramener à un type commun, d'origine archaïque mal définie, mais à partir duquel des divergences anatomiques, impossibles à préciser, se sont manifestées dans des sens différents, suivant le genre d'existence des espèces considérées. En tous cas, l'assimilation les unes aux autres des différentes parties constitutives des ventouses dans les deux groupes ne paraît pas devoir être sujette à contestation.

Chapitre VII

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE LA MUSCULATURE BRACHIALE DES CÉPHALOPODES

Les premières recherches précises sur le développement des Céphalopodes sont dues à Kölliker (1844), Grenacher (1874),

Bobretzky (1877), Ussow (1874, 1879, 1881), et Vialetton (1888). Les travaux élaborés par ces auteurs ont plus particulièrement trait, soit aux premières phases du développement de ces animaux, soit au développement de systèmes particuliers d'organes, mais ne parlent pas du développement du système pédieux. Tout au plus y relate-t-on la différenciation morphologique initiale des bras à la surface du blastoderme. Grenacher seul (1874) a donné quelques indications très succinctes sur la formation des ventouses. L'étude comparée de certains Céphalopodes, et en particulier celle des embryons de *Sepia officinalis* m'a conduit à préciser quelques arguments ou opinions relatives au mode primordial d'existence des Céphalopodes.

C'est plus particulièrement le développement de la musculature qui sera exposé ici. le développement du système nerveux brachial ne pouvant être précisé en toute sûreté qu'après l'étude préalable du développement du système nerveux céphalique, et des rapports existant entre le développement de celui-ci et celui de l'axe nerveux du bras. Cette façon de voir résulte des travaux de Bobretzky (1877) et de Pelseneer (1888) suivant lesquels le ganglion brachial provient d'une bipartition du ganglion pédieux, opinion d'ailleurs partagée par Faussek (1901.)

Chez les Céphalopodes, la différenciation des diverses parties du bras se fait d'une manière progressive, de la partie voisine de la tête à l'extrémité du bras, de sorte que, sur des embryons, ou même sur les bras de Céphalopodes en voie de régénération, l'étude des coupes sériées permet d'étudier le développement du bras tout entier.

Tout à fait à l'extrémité du bras, les coupes transversales montrent un tissu cellulaire lâche limité, à la périphérie par un ectoderme à cellules toutes semblables (fig. 38). Cet amas est constitué par des cellules très densément groupées, surtout excentriquement, à tel point que les noyaux de ces cellules paraissent de toucher les uns les autres. C'est cet amas de

cellules qui représente le système nerveux axial du bras ; il a une certaine tendance à se limiter par un contour net, et reste contigu, du côté interne, à l'épithélium. L'ensemble grandit et tandis que du côté externe se produit une invagination (fig. 39), des cellules mésodermiques s'intercalent entre l'amas de cellules nerveuses embryonnaires et l'épithélium ectodermique, surtout du côté externe, de sorte qu'à un moment donné, l'ensemble est constitué par :

Fig. 38. Coupe de l'extrémité terminale du bras d'un embryon de *Sepia officinalis*. × 60.

1° Un ectoderme à cellules cylindriques pourvues d'un gros noyau, parmi lesquelles on reconnaît déjà des cellules muqueuses, cet ectoderme s'invaginant vers l'axe du bras ;

2° Un amas de cellules nerveuses dont les corps tendent à s'écarter vers la périphérie pour constituer une zone corticale entourant un espace plus clair qui n'est que la zone médullaire en voie de constitution ;

3° Des cellules mésodermiques comblant tous les vides et formant une sorte de tissu lâche au sein duquel on ne distingue encore aucun élément différencié.

Puis cette disposition s'accentue : l'invagination ectodermique intérieure s'agrandit, s'élargit, les tissus mésodermiques, embryonnaires prenant en même temps plus d'extension, et le fond de l'invagination ectodermique se garnit de petits amas cellulaires rapprochés les uns des autres qui ne sont autres que les ventouses embryonnaires. Celles-ci se précisent, tandis que les bords de l'invagination ectodermique se développent et sont l'origine des expansions lamellaires marginales des bras (fig. 40). Cette anatomie primitive s'exagère par une abondante multiplication des cellules mésodermiques, de sorte que l'axe nerveux qui était apparu de bonne heure à l'intérieur du bras ne paraissant pas subir un accrois-

Fig. 39. Coupe du bras d'un embryon de *Sepia officinalis*. Formation des lames marginales. × 60.

sement de même importance, paraît être en retard sur les tissus mésodermiques environnants. Cependant la zone corticale et la zone médullaire se précisent; les bourgeons acétabulaires se dessinent de mieux en mieux à l'intérieur de l'invagination ectodermique primitive et dans les cellules mésodermiques se produit une scission entraînant la formation de deux zones concentriques de tissu lâche (fig. 41). Cette ligne de démarcation se produit par un resserrement de certains éléments conjonctifs qui, au cours du développement, se transforment en fibres conjonctives collagènes pour constituer la gaîne conjonctive périphérique de la musculature brachiale intrinsèque; l'orientation de ces éléments n'est que la première phase de la formation de la gaîne, et nous donnerons dès maintenant, à la zone la plus interne, le nom de *zone musculaire*, à la plus externe, le nom de *zone dermique*. A la périphérie de cette dernière, dans le tissu conjonctif qui constituera le derme, se montrent déjà de grandes cellules mésodermiques de coloration d'abord jaunâtre, puis brunâtre, qui ne sont que les chromatophores en voie de constitution. Du côté de l'axe du bras par rapport à ceux-ci, et dans leur voisinage, par places, d'autres cellules prennent aussi une coloration plus accentuée : ce sont les jeunes iridocystes. Du côté interne du bras, les mêmes faits se produisent; mais la gaîne conjonctive du bras reste toujours plus rapprochée de l'ectoderme et de la zone corticale de l'axe

FIG. 40. Coupe du bras d'un embryon de *Sepia officinalis*. Début de l'apparition des ventouses. × 60.

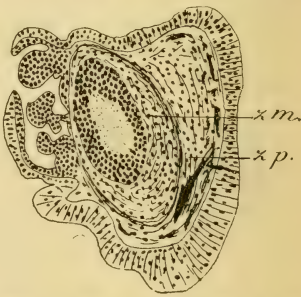


FIG. 41. Coupe du bras d'un embryon de *Sepia officinalis*. Formation des zones musculaire *zm* et dermique *zp*. × 60.

nerveux. Les bourgeons acétabulaires grossissent et se remplissent d'un tissu cellulaire extrêmement serré, à gros noyaux allongés où s'aperçoivent de nombreuses granulations chromatiques.

A un stade ultérieur, les éléments conjonctifs de la zone dermique s'orientent plus nettement dans une direction sensiblement parallèle à l'ectoderme; et dans la zone musculaire, si certains éléments conjonctifs conservent une orientation quelconque, certains autres rayonnent nettement du centre à la périphérie. Du côté interne, les ventouses se développent, et le sommet de certains bourgeons acétabulaires a complètement disparu pour laisser place à une légère invagination, origine de la cavité acétabulaire et de l'infundibulum. En même temps les tissus mésodermiques pénètrent plus complètement, en les séparant, les deux feuillets épithéliaux des lames marginales. L'ectoderme, dans tous ces stades, est toujours richement pourvu de cellules muqueuses. Je n'ai rien observé qui soit ici conforme à l'assertion de Faussek (1896) qui, à la suite d'observations faites sur *Loligo vulgaris* concluait qu'à un stade donné les cellules épithéliales, toutes de nature glandulaire, disparaissaient par exfoliation, laissant de place en place le tissu conjonctif dermique à nu, les quelques cellules épithéliales restantes régénérant l'épithélium définitif.

Les choses se poursuivent ainsi pendant quelque temps sans qu'il y ait d'autre particularité à signaler que le développement des différentes parties en épaisseur. Il est intéressant de remarquer que jusqu'à ce stade, la différenciation des celulles du mésoderme ne permet en aucune façon de distinguer les éléments destinés à rester conjonctifs, des élements destinés à devenir musculaires. Autrement dit, la musculature n'a pas encore fait son apparition. Elle le fait cependant à un stade voisin de celui que nous venons de laisser, et le point intéressant réside précisément dans son mode d'apparition. La coloration plamatique obtenue avec les colorants picriqués est très démonstrative à cet égard.

Dans le bras, la musculature apparaît dans le voisinage de la gaîne conjonctive séparatrice des zones musculaire et dermique, et à peu près en même temps de part et d'autre de cette membrane (fig. 42). Les fibres musculaires longitudinales apparaissent en dedans de la gaîne et dans le voisinage immédiat du cercle qu'elle délimite, comblant les vides laissés par les fibres lâchement entrecroisées du tissu conjonctif de la zone musculaire. En dehors de cette gaîne, se différencie par le même processus la musculature extrabrachiale, qui se montre d'abord contre la gaîne et s'étend progressivement vers la périphérie.

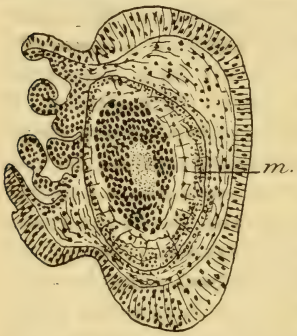


FIG. 42. Coupe du bras d'un embryon de *Sepia officinalis*. Début de l'apparition de la musculature *m*. × 60.

Ainsi donc, de part et d'autre de la gaîne conjonctive intrinsèque du bras, se différencient deux groupes de fibres musculaires longitudinales : l'une interne, envahissant la zone musculaire, dans une direction centripète : c'est la musculature longitudinale intrinsèque du bras ; l'autre externe, située au plus profondément dans la zone dermique : c'est la musculature extrabrachiale. La musculature acétabulo-brachiale et la musculature acétabulaire ne paraissent pas encore à ce stade.

Or, si nous en restons à ce stade, et si nous comparons l'anatomie ainsi constituée du bras de *Sepia officinalis* avec l'anatomie du bras d'un Décapode pélagique tel que *Leachia cyclura*, nous constaterons qu'il existe entre la forme embryonnaire du premier et la forme adulte du second des analogies frappantes : c'est bien la même structure fondamentale : présence d'un tissu conjonctif collagène formant un réseau lâche, au sein duquel la direction des fibres est identique de part et

d'autre, tant dans la zone musculaire que dans la zone dermique, l'une et l'autre séparées par la gaîne conjonctive de la musculature intrinsèque; c'est bien la même absence de musculature acétabulaire et acétabulo-brachiale, la même répartition périphérique de la musculature longitudinale intrinsèque, la même disposition de musculature extrabrachiale. Il est vrai que, chez *Leachia cyclura*, ces deux musculatures sont exclusivement localisées du côté interne du bras, mais cela ne change rien aux homologies, — et qui dit d'ailleurs qu'il n'en est pas ainsi en réalité chez *Sepia officinalis*, où il est possible que cette disposition ne puisse s'apercevoir en raison d'un caractère tachygénétique ?

La présence d'une musculature brachiale intrinsèque périphérique est donc un caractère primitif chez les Céphalopodes, et puisqu'il se retrouve chez les Céphalopodes pélagiques, c'est que ceux-ci sont certainement plus rapprochés du type archaïque que les Céphalopodes littoraux dont l'anatomie embryonnaire, envisagée du moins sous le rapport de l'appareil pédieux, rappelle en tous points celle des formes pélagiques ; on peut donc émettre cette hypothèse que ce ne sont pas les formes pélagiques qui dérivent des formes littorales, par une adaptation progressive au milieu et au genre d'existence qui se traduirait en particulier par une dégénérescence du système musculaire qu'on n'a jamais observée, mais plutôt les formes littorales qui dériveraient des formes pélagiques, par adaptation progressive à un genre de vie tout à fait différent.

Il est curieux de constater que ces conclusions se rapprochent de celles que Rang (**1837**, p. 4) émettait à une époque déjà ancienne et qu'il est intéressant de résumer ici : « Tous ces « animaux (il s'agit des Céphalopodes) sont éminemment péla- « giens, c'est-à-dire qu'ils vivent au large des continents « et même dans les hautes mers ; beaucoup d'entre eux vien- « nent, il est vrai, pendant certaines saisons, sur les côtes, « où ils s'établissent dans l'anfractuosité des rochers, y dépo- « sant le produit de leur génération, mais il ne tardent pas à

« regagner le large ; d'autres ne quittent jamais le milieu de « l'Océan. Quoi qu'il en soit, on ne saurait encore préciser « de règle à ce sujet, et établir à ce sujet des divisions fondées « sur leurs habitudes en séparant les espèces qui vivent cons- « tamment en pleine mer de celles qui fréquentent les côtes « dans certains temps donnés, car l'organisation extérieure se « refuse à voir une séparation si artificielle. Ainsi, par exemple, « nous avons entendu dire que les Poulpes, munis de grandes « palmes véliformes, devaient être uniquement pélagiens, « sans doute parce que l'on prenait ces grandes membranes « pour des organes très puissants de natation. Cependant nous « avons observé notre *Octopus velatus* dans le port même « d'Alger ». ..... « d'un autre côté, nous voyons parmi les poulpes décrits par M. d'Orbigny des espèces trouvées dans les hautes mers qui ne montrent aucun vestige de palmature..... »

« Nous le répétons, les Céphalopodes cryptodibranches, « selon nous, sont des animaux plutôt pélagiques que littoraux, « et s'ils se montrent parfois sur nos rivages. c'est que certaines « saisons ou seulement la nécessité de pourvoir au renouvelle- « ment de leur espèce les y ramènent momentanément..... »

Et plus loin, p. 59, à propos du Poulpe « ....., ainsi, la présence de ces vastes membranes ne prouve rien en faveur de leur existence pélagique ou littorale ».

En effet, ce n'est pas à la présence de membranes, ce n'est pas l'organisation extérieure en général qui permet d'apporter à cet égard des arguments sérieux : l'organisation générale des Céphalopodes est assez homogène, et rien, pour s'en tenir à des espèces fort éloignées quant aux mœurs et au mode d'existence, ne différencie si profondément dans la forme générale *Amphitretus pelagicus* Hoyle, par exemple, et *Alloposus mollis* d'*Octopus vulgaris*.

L'organisation interne seule montre des différences, et on sait combien la musculature du système pédieux diffère chez les formes pélagiques et les formes adultes littorales. La description qu'a donnée Joubin (**1905** *a*) et que j'ai complétée

(voir p. 47) d'*Alloposus mollis* et celle que IJIMA et IKEDA (1902) ont donné d'*Amphitretus pelagicus* s'accordent parfaitement pour montrer la pauvreté du système musculaire, alors que chez les formes littorales, cette musculature est remarquablement homogène et compliquée. Il est toutefois intéressant de remarquer que chez les Octopodes pélagiques, il existe une musculature transversale du bras, et il est regrettable que la comparaison de ces formes avec les embryons des formes littorales n'ait pu être faite. Cette comparaison serait fort instructive, et fortifierait sans doute l'hypothèse à laquelle l'étude des Décapodes conduit naturellement.

Quoi qu'il en soit ces considérations plaident fort en faveur de l'origine pélagique ancestrale des Céphalopodes.

Qu'advient-il maintenant au cours du développement que nous avons provisoirement laissé de côté ? — La musculature longitudinale du bras s'accroît en épaisseur, et ce n'est que lorsqu'elle est à peu près complètement développée, ou du moins lorsqu'elle occupe chez l'embryon l'emplacement qu'elle doit occuper chez l'adulte, que les musculatures transversale et oblique se développent à leur tour ; la première s'intercalant entre les paquets de fibres longitudinales qu'elle sépare régulièrement. Cette différenciation de la musculature s'arrête à un moment donné du côté central en circonscrivant un anneau de tissu conjonctif lâche, destiné à rester la gaîne conjonctive périnervienne. Il est à remarquer que malgré l'absence de tissu musculaire dans la partie profonde de la zone musculaire des Décapodes pélagiques, la ligne de démarcation de cette zone et de la gaîne conjonctive périnervienne existe néanmoins.

Les différentes parties de la musculature acétabulo-brachiale et de la musculature acétabulaire se différencient avec un retard notable sur la musculature brachiale. Leur différenciation est d'ailleurs très difficile à suivre en raison de la petitesse des organes et de la complexité de leur anatomie.

RÉSULTATS GÉNÉRAUX ET CONCLUSIONS

1°. — Système cutané.

La peau ne présente pas une structure homogène dans les différentes parties du système cutané.

Normalement constituée, on le sait, d'un épiderme et d'un derme, ce dernier, représenté essentiellement par du tissu conjonctif lâche, fait défaut dans la cavité des ventouses; chez les Décapodes, l'absence de derme s'observe en outre sur le pédoncule des ventouses, et dans toute la partie inférieure de celles-ci, entre l'ombilic inférieur et le niveau du sphincter principal.

Les cellules épithéliales de Céphalopodes ne contiennent pas de noyaux bilobés, contrairement à ce qui a été dit par certains auteurs.

La cuticule de l'épiderme des Céphalopodes est *toujours* continue.

Les cellules glandulaires de la peau, toujours plus volumineuses que les cellules basales de l'épithélium, sont plus particulièrement nombreuses en certains endroits bien déterminés du tégument (bords des ventouses, base du pédoncule des ventouses des Décapodes), (pl. II, fig. 16).

Lorsque la peau se réduit à son épiderme, les cellules à mucus font complètement défaut.

Les cellules qui tapissent la cavité des ventouses des Octopodes (surtout l'infundibulum), (pl. II, fig. 10), les cellules correspondantes des ventouses des Décapodes, qui secrètent l'anneau corné, et les cellules qui tapissent extérieurement l'infundibulum chez les Décapodes, présentent une fibrillation cytoplasmique particulièrement nette, qui atteint la cuticule. Ce cytoplasme fibrillaire pénètre dans les denticulations cuticulaires, et il n'y a pas deux aspects cytoplasmiques différents dans chaque cellule épithéliale.

Le bord de la ventouse (pl. II, fig. 12) est pourvu d'un repli

circulaire à cellules palissadiques ; ce repli ne contient aucun élément sensoriel et joue vraisemblablement un rôle dans l'accomplissement du vide.

Le fond de la cavité des ventouses des Décapodes est tapissé par un épithélium remarquable (pl. III, fig. 24) à grandes cellules. A l'exception des Sépiolidés, les Décapodes présentent au centre de la ventouse une dépression dans laquelle pénètre cet épithélium.

Le tissu conjonctif fondamental du derme a beaucoup de rapports avec celui des Vertébrés. Il forme autour de la musculature fondamentale du bras une couche d'épaisseur variable, au sein de laquelle on distingue : (pl. III, fig. 25), un hyaloplasme fondamental, extrêmement important chez les Céphalopodes pélagiques, des cellules conjonctives, des fibres collagènes, des amœbocytes à noyaux polymorphes.

Le derme ne contient pas de fibres élastiques.

2°. — Système musculaire.

La musculature de l'appareil tentaculaire est extrêmement complexe ; elle comprend : une musculature brachiale, une musculature acétabulaire, une musculature acétabulo-brachiale et acétabulo-cutanée, et une musculature interbrachiale.

A. La musculature brachiale comporte des muscles longitudinaux, transversaux et obliques :

1° Les muscles longitudinaux sont répartis en faisceaux externes, internes et latéraux. Les Octopodes ont deux couches de muscles latéraux (fig. 2), les Décapodes n'en présentent qu'une seule (fig. 15 et pl. IV, fig. 30). La disposition régulière des faisceaux longitudinaux est particulièrement remarquable chez les Octopodes (fig. 2) ;

2° Les muscles transversaux, dont les fibres sont enchevêtrées dans tous les sens, forment une couche musculaire puissante enveloppant la gaîne de tissu conjonctif périnerveux. Ces muscles forment les trabécules transversaux qui séparent les

paquets de fibres musculaires longitudinales (fig. 2; pl. I, fig. 2, 3, 4, 5 et pl. IV, fig. 30).

La musculature transversale du tentacule des Décapodes est la seule de tout le système pédieux qui soit transversalement striée (pl. IV, fig. 34) ;

3° Les muscles obliques sont répartis latéralement chez les Octopodes en trois couches distinctes (centrale, médiane et périphérique) (fig. 2) séparées les unes des autres par les muscles longitudinaux latéraux. L'obliquité des fibres de ces couches est alternante. Chez les Décapodes, la musculature oblique se réduit à deux couches (pl. IV, fig. 30 et fig. 14, 15 et 16) toujours latéralement disposées dans le bras sessile et la palette tentaculaire ; elles sont toujours d'obliquité alternante, mais contiguës, bien qu'elles ne soient pas séparées par une couche de tissu conjonctif. Le même nombre de couches se retrouve dans le tentacule, mais elles y sont complètement enveloppantes (fig. 17). Le passage des fibres obliques du tentacule dans la palette s'effectue par un renforcement latéral des couches musculaires, et par disparition insensible des autres fibres. Chez les Sépiadés, la musculature oblique est intérieurement renforcée par une couche de fibres transversales qu'on n'observe pas chez les Sépiolidés (fig. 15).

La musculature transversale est extrêmement réduite chez les Céphalopodes pélagiques, où l'on observe une musculature longitudinale très faible, avec présence ou non de fibres transversales (fig. 3 et pl. IV, fig. 31).

Toute cette musculature est circonscrite par une gaîne conjonctive périphérique (pl. I, fig. 2, 3 et 5 et pl. IV, fig. 30 et 31) qui présente des solutions de continuité pour le passage des fibres acatébulo-brachiales qui s'entremêlent à leur origine avec la musculature oblique (fig. 2, 15 et 16).

B. Indépendamment des caractères qui lui sont déjà connus, la musculature acétabulaire présente les particularités suivantes :

Chez les Octopodes, le sphincter principal présente des degrés variés de différenciation : très nettement délimité chez les genres

Octopus et *Eledone*, il l'est beaucoup moins chez *Argonauta* et *Tremoctopus*, où l'on voit plus nettement qu'il résulte du groupement des sphincters infundibulaires. Les Alloposidés ne présentent que des sphincters très faibles et sont dépourvus de sphincter principal (pl. III, fig. 26).

Chez les Décapodes, les muscles radiaires acétabulaires n'occupent pas le fond de la cupule, celui-ci étant modifié par suite du mode d'insertion du pédoncule (pl. IV, fig. 30 et fig. 20 et 21); les sphincters infundibulaires font défaut, et ce fait est corrélatif de la présence d'un anneau corné. Les sphincters acétabulaires occupent leur situation normale, mais sont plus particulièrement groupés dans la région ombilicale de la ventouse (fig. 18 et 21). Des sphincters sous-épithéliaux existent parfois dans le piston de la cupule (fig. 21).

Les muscles méridiens s'insèrent sur les parois de l'ombilic inférieur central (fig. 18 et pl. III, fig. 24).

La capsule conjonctive qui enveloppe la ventouse, très modifiée dans sa région centrale profonde en raison de l'insertion du pédoncule, enveloppe de toutes parts la musculature intrinsèque et ne se laisse traverser par aucun muscle, mais uniquement par les nerfs, conformément à ce que l'on rencontre chez les Octopodes (fig. 19).

C. La musculature acétabulo-cutanée comporte deux séries de muscles :

1° Les muscles marginaux, réunissant le bord de l'infundibulum au feuillet conjonctif sous-épithélial de la peau marginale, et servant à ramener la peau autour de la ligne de contact de la ventouse et du substratum, afin d'assurer une fermeture parfaite lors de la formation du vide (pl. I, fig. 2 et fig. 21 et 22),

2° Les muscles radiaires sous-infundibulaires, déjà connus chez les Octopodes, et qui réunissent la peau de la même région au feuillet conjonctif profond de la cupule, dans le voisinage du sillon infundibulo-acétabulaire. Ces muscles sont moins nets chez les Décapodes où la série des muscles marginaux peut faire défaut.

La musculature acétabulo-brachiale est fort compliquée. Chez les Octopodes (pl. II, fig. 20 et pl. III, fig. 22 et fig. 6, 7 et 8), chaque cupule est réunie à la musculature fondamentale du bras par quatre faisceaux musculaires coniques (faisceaux externe, interne, antérieur et postérieur). Ces faisceaux s'insèrent sur la ventouse d'une part, et après avoir entrecroisé respectivement leurs fibres s'insèrent d'autre part sur la masse musculaire du bras suivant une loi complexe. L'arrangement de ces faisceaux est le même chez *Octopus vulgaris* et *Eledone moschata*, la disposition des ventouses chez le second pouvant être considérée comme dérivant de la disposition chez le premier par une pénétration plus profonde des ventouses les unes entre les autres. Cette considération rend moins importante la délimitation systématique des genres *Eledone* et *Octopus*.

La distinction des différents faisceaux acétabulo-brachiaux n'est plus aussi évidente que chez les Octopodes pélagiques et la simplification résultante donne à la musculature une apparence rayonnée autour de la ventouse.

A cette musculature, qui est enveloppée par un anneau puissant de muscles annulaires dont la découverte appartient à Niemiec (**1885**), (pl. I, fig. 2), correspond chez les Décapodes la musculature pédonculaire (pl. IV, fig. 30). Cette musculature est également constituée par des faisceaux coniques homologues de ceux des Octopodes ; mais, très serrés les uns contre les autres, en raison du rapprochement des ventouses, ils prennent dans l'ensemble l'aspect d'un faisceau unique et longitudinalement disposé par rapport à l'axe du pédoncule. Ces différents faisceaux acétabulo-brachiaux ne se reconnaissent plus guère qu'à leur base. Comme chez les Octopodes, ils prennent naissance dans la musculature oblique intrinsèque du bras ; toutefois les faisceaux les plus internes s'insèrent directement contre la gaîne conjonctive périphérique. La partie supérieure du pédoncule est occupée par une musculature à fibres hélicoïdalement disposées, et dont les extrémités s'insèrent à des niveaux variables sur la gaîne conjonctive pédonculaire. Ces

muscles font partie de la musculature radiaire que Niemiec (1885) a signalé dans le pédoncule, sans en préciser la disposition exacte dans sa partie supérieure.

D. La musculature interbrachiale comporte chez les Octopodes deux séries de muscles : des muscles transversaux et des muscles longitudinaux (fig. 10 et 11 et pl. II, fig. 21) :

1° Les muscles transversaux s'insèrent suivant la ligne médiane externe de chaque bras et fournissent des fibres s'insérant sur la gaîne conjonctive du bras voisin, soit sur sa ligne médiane externe, soit du côté des ventouses, après avoir entrecroisé le système analogue provenant de la partie médiane externe du bras voisin. Cette disposition se répète de chaque côté d'un bras quelconque ; il en résulte la constitution, suivant la ligne médiane d'une membrane interbrachiale, d'une série de chiasmas musculaires (fig. 9 et 10) de moins en moins nets à mesure que l'on se rapproche du bord de la membrane;

2° Les muscles longitudinaux superposés extérieurement aux précédents s'insèrent sur la ligne médiane externe du bras, comme les muscles transversaux. Cette musculature, (pl. II, fig. 21) dont les fibres ont une direction normale à celle des fibres précédentes est moins importante et constituée par des fibres plus disséminées.

Les muscles transversaux réunissent les bras dans toute leur étendue. Mais ils s'incurvent en constituant le bord de la membrane interbrachiale, ce qui transforme leur transversalité véritable en une longitudinalité apparente. Il en résulte que les fibres longitudinales qui leur sont superposées paraissent devenir transversales à l'extrémité des bras.

Les muscles interbrachiaux s'insérant de part et d'autre d'un même bras n'ont pas la même puissance, et c'est pour cette raison que l'enroulement naturel du bras ne se fait que dans nn seul sens pour chaque côté de l'animal considéré. L'enroulement est sénestre pour la série des bras de droite, et dextre pour la série des bras de gauche.

La musculature interbrachiale des Décapodes est représentée

par la musculature extrabrachiale (pl. IV, fig. 30). Les membranes sont très peu développées ou même rudimentaires, l'incurvation des fibres n'ayant lieu qu'à la base.

Les lames marginales des bras de certaines familles de Décapodes sont pourvues d'une musculature longitudinale séparées de place en place par des trabécules musculaires transversaux (pl. III, fig. 29).

***

Le mode de fonctionnement de la ventouse comprend deux phases : une phase de contraction et une phase de dilatation.

Chez les Octopodes, la première phase s'effectue sous l'influence de la contraction des sphincters, des muscles méridiens et des muscles radiaires sous-infundibulaires, dont l'action simultanée réduit à néant la cavité de la ventouse, par application du plancher de la cupule contre ses propres parois, et application des parois de l'infundibulum contre le subtratum. La phase de dilatation s'effectue sous l'influence de la contraction de la musculature acétabulo-brachiale, et de la musculature annulaire enveloppante qui tirent sur les parois de la cupule de façon à augmenter le volume de la cavité ; la contraction des muscles radiaires intrinsèques de la ventouse contribue à parfaire le vide en exagérant encore l'espace ainsi formé.

La musculature marginale provoque autour du cercle d'insertion de la ventouse la formation d'un bourrelet cutané ne servant qu'à assurer une fermeture hermétique.

Les muscles actifs pendant la phase de contraction (la musculature marginale, mise à part, étant toujours contractée dès lors qu'il y a contact avec un substratum), sont passifs pendant la phase de dilatation et inversement.

Le fonctionnement de la ventouse reste le même en principe chez les Décapodes ; mais la présence d'un anneau corné fait que, pendant la phase de dilatation le vide s'effectue, surtout sous l'influence de la traction exercée sur le fond de la cupule par la musculature pédonculaire qui n'agit plus qu'au centre de celui-ci.

3°. — Système nerveux.

On sait que le centre du bras est occupé par un axe nerveux enveloppé par une gaîne de tissu conjonctif périnerveux.

Les éléments du tissu conjonctif périnerveux sont les mêmes que ceux du tissu conjonctif dermique.

Cette couche conjonctive peut acquérir une grande importance chez certains Céphalopodes pélagiques.

Chez les Octopodes (pl. I, fig. 1) l'examen histologique de l'axe nerveux du bras démontre la présence de trois régions pénétrées intimement par les ramifications du tissu conjonctif. Ces trois régions sont :

a, une région corticale, constituée uniquement par des corps cellulaires et présentant dans son ensemble, sur les coupes transversales, la forme d'un fer à cheval ;

b, une région médullaire, formée par un enchevêtrement extrêmement complexe de fibres sensitives et motrices ;

c, une région myélinique, se présentant sous forme de deux cordons s'étendant dans toute la longueur du bras, et mettant les différents ganglions en rapport avec le système nerveux encéphalique.

Les régions corticale et médullaire correspondant à la substance grise des Vertébrés, et la région myélinique correspond à la substance blanche.

Les éléments cellulaires de l'axe nerveux sont des cellules unipolaires dont les prolongements forment partiellement la substance médullaire. Ils contiennent des corpuscules chromophiles de Nissl (pl. I, fig. 7).

Il existe quatre chaînes nerveuses longitudinales intramusculaires (pl. I, fig. 2 et fig. 2) contenues dans le bras, et une masse nerveuse sous-acétabulaire formée de deux régions juxtaposées (fig. 30 et pl. I, fig. 6) ; une région brachiale, ainsi nommée en raison de son rapprochement du bras, et une région acétabulaire, ainsi nommée en raison de son rapprochement de la ventouse.

Les éléments nerveux sensitifs mettent les cellules sensorielles de la peau en rapport avec la substance médullaire, au sein de laquelle leur prolongement central se ramifie.

Les éléments nerveux moteurs ont tous leurs prolongements centraux dans la substance médullaire. Ceux dont le corps cellulaire est dans la zone corticale, innervent soit la musculature intrinsèque du bras, soit celle de la ventouse. Ceux qui ont leur corps dans les chaînes nerveuses intramusculaires, innervent la musculature du bras ; ceux qui ont leur corps dans la masse sous-acétabulaire innervent la musculature acétabulo-brachiale et peut-être celle de la ventouse (fig. 29).

L'acte réflexe simple se schématise de la façon suivante: l'impression reçue par l'intermédiaire des cellules de la peau est transmise par l'intermédiaire des éléments sensitifs à l'un quelconque des éléments moteurs, indiqués ci-dessus, qui font agir les muscles dans lesquels ils se terminent. Les éléments nerveux qui constituent les régions myéliniques ont leurs corps cellulaires dans le cerveau ; leurs ramifications collatérales se mettent en rapport avec les ramifications centrales des neurones sensitifs périphériques ou des neurones moteurs périphériques.

L'acte volontaire se conçoit en faisant suivre à l'influx nerveux le trajet total obtenu en interposant, entre les éléments nerveux qui entrent en jeu dans l'acte réflexe simple, les éléments centraux dont les prolongements contribuent à former la région myélinique, et dont les corps sont situés dans le système nerveux encéphalique.

Il résulte de ces considérations que les cellules de l'axe nerveux, de la masse nerveuse sous-acétabulaire, et des quatre chaînes nerveuses intramusculaires sont des cellules motrices : les ganglion nerveux du bras sont donc tous des centres nerveux moteurs, le système sensible n'étant pas localisé, mais disséminé dans l'étendue du tégument.

Chez les Décapodes, la région corticale est généralement divisée en deux parties disposées latéralement (fig. 32 à 37 et

pl. IV, fig. 30), le fer à cheval étant en quelque sorte interrompu dans sa région médiane, qui est occupée par des fibres nerveuses à myéline, de sorte que la substance blanche est ici répartie en deux régions opposées par rapport à la substance médullaire.

Les chaînes nerveuses intramusculaires sont au nombre de six et situées dans la musculature extrabrachiale (pl. IV, fig. 30).

L'axe nerveux pédonculaire (pl. IV, fig. 30 et fig. 21) formant le seul faisceau nerveux pénétrant dans la ventouse, résulte de la réunion des nerfs sensibles et moteurs, et de la masse sous-acétabulaire dont les deux parties séparées sont placées, l'une sur le trajet de l'axe nerveux pédonculaire, l'autre sous le feuillet conjonctif sous-épithélial de la ventouse (fig. 21).

L'assimilation du système nerveux axial du bras des Céphalopodes à la moelle épinière des Vertébrés n'est exacte que si l'on considère le système nerveux sensible, disséminé dans la peau, comme l'homologue des ganglions spinaux des Vertébrés, l'ensemble des cellules des ganglions moteurs étant l'homologue de la substance grise de la moelle.

***

Les ventouses des Céphalopodes sont comparables dans les deux groupes. L'organisation intrinsèque est fondamentalement la même, malgré la présence d'anneaux et de denticules cornés, et l'absence de sphincters infundibulaires dans la ventouse asymétrique des Décapodes. Le système musculaire acétabulo-brachial, formé de faisceaux très distincts chez les Octopodes, est condensé chez les Décapodes en une musculature pédonculaire dont les parties constitutives ne sont plus distinctes qu'à leur base. Cette condensation de la musculature a entraîné une condensation plus grande encore des éléments nerveux, d'où il est résulté la formation d'un axe nerveux unique ayant à la fois des propriétés sensitives et motrices. En aucun

cas, il n'y a communication entre la musculature intrinsèque de la ventouse et la musculature acétabulo-brachiale.

***

Le développement de la musculature brachiale est centripète pour la musculature intrinsèque et centrifuge pour la musculature extrabrachiale. L'apparition de ces musculatures se fait de part et d'autre de la gaîne conjonctive intrinsèque du bras qui se montre tout d'abord au sein des tissus mésodermiques, délimitant ainsi une *zone musculaire* et une *zone dermique* dans lesquelles se différencient respectivement, et chacune dans leur sens, les deux musculatures intrinsèque et extrabrachiale (fig. 41 et 42).

Le bras des embryons de Décapodes littoraux ont ainsi une organisation qui est identique à celle des Décapodes pélagiques, ce qui montre que les formes littorales sont beaucoup plus élevées en organisation que les formes pélagiques, desquelles se rapproche infiniment plus le type primitif.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1606. — Aldrovandi (U.). Opera omnia. T. iv. Bononiœ.
Aristote. De Historia animalium.

1901. — Babor (J.-F.). Zur histogenèse des Bindesubstanzen bei Weichthieren (*Verhandlungen des Ve Internationalen Zoologen Congresses zu Berlin.* I. Enstehung der elasticher Fasern. pp. 796-803).

1892. — Ballowitz (E.). Ueber den feineren Bau der Muskelsubstanzen. I. Die Muskelfaser der Cephalopoden (*Arch. fur. Mikr. Anat.* Bd 39, pp. 291-324).

1838. — Beneden (P.-J. Van). Mémoire sur l'Argonaute (Nouveaux mémoires de l'Académie royale des Sciences de Bruxelles. T. xi, 6 pl.).

1867. — Bert (P.). Sur la physiologie de la Seiche (C. R. Ac. Sci. T. lxv, pp. 300-303).

1867*a*. — Bert (P.). Mémoire sur la physiologie de la Seiche (*Sepia officinalis Linn.*) (*Mém. Soc. Bordeaux.* T. v, pp. 115-138).

1819. — Blainville (H.-D. de). Article Seiche (*Nouveau Dictionnaire d'Histoire naturelle.* T. xxx, pp. 461-467).

1823. — Blainville (H.-D. de). Mémoire sur les espèces du genre Loligo (*Journal de Physique, de Chimie*, et d'*Histoire naturelle* T. 96, pp. 115-135).

1826. — Blainville (H.-D. de). Article Poulpe (*Dictionnaire des Sciences naturelles.* T. xliii, pp. 170-214).

1827. — Blainville (H.-D. de) Article Seiche (*Dictionnaire des Sciences naturelles.* T. xlviii, pp. 257-287).

1879. — Blake (J.-F.). On the homologies of the Cephalopoda (*Ann. nat. hist.* T. iv, [5]. pp. 308-309)

1877. — Bobretzky (N.). Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden (en russe). (*Nachrichten v. d. k. Gesellsch. der Freunde der Naturw. Anthrop. und Etnogr. zu Moskau.* T. xxiv.)

1869. — Boll (F.). Beitrage zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus (*Arch. mikr. Anat.* Bd. v. Supplément. pp. 1-111. Taf. i-iv).

1904. — Bouin (P.). Prenant (A.) et L. Maillard. Traité d'Histologie. Tome I. Cytologie générale et spéciale (Paris, C. Reinwald).

1833. — Brandt (J.-F.) et J.T.-C. Ratzeburg. Medizinische Zoologie oder getreue Darstellung und Beschriebung der Thiere die in der arzneimittellhere in betracht kommen in systematischer folge herausgegeben. Bd. ii. pp. 298-318. Tf. xxxi-xxxii. Berlin).

1866. — Bronn. (H.-G.) et W. Keferstein. Die Klassen und ordnungen des Thier-Reichs. Bd. iii. Cephalopoda, pp. 1305-1464. Fig. 111-135.

1891. — Cattaneo (G.). Les amœbocytes des Céphalopodes (*Arch. ital. Biol.* T. xv, pp. 409-417).

1891*a*. — Cattaneo (G.). Gli amebociti dei Cefalopodi et loro confronto con quelli d'altri invertebrati. (*Atti. Univ. Genova.*)

1866. — Chéron (J.). Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux (*Ann. Sci. Nat.* T. v, [5] pp. 1-122, pl. i-v).

1829. — Chiaje (S. delle). Memoria sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. (Vol. IV, memoria ii su Cefalopodi, pp. 38-116, pl. liv-lxi).

1832. — Chiaje (S. delle). Istitutioni di anatomia e fisiologia comparativa : Parte prima. Animali invertebrati (*Napoli*).

1836. — Chiaje (S. delle) Istitutioni di anatomia comparata T. I, II, III. (*Seconda edizione, Napoli*).

1841. — Chiaje (S. delle). Descrizione et anotomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore (Tomo I. Molluschi Cefalopedi, pp. 1-18, pl. I-XXXI. *Napoli*).

1876. — Colasanti (G.). Ricerche anatomiche e fisiologiche sopra il braccio dei Cefalopodi (*Mém. Ac. Lincei* Vol. III (2) pp. 624-636. Tav. I-II).

1891. — Cuénot (L.). Etude sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale (2e partie : Invertébrés) (*Arch. Zool. Exp.* T. IX [2] pp. 13-90 et 593-670).

1905. — Curtis et P. Lemoult. Sur l'affinité des matières colorantes artificielles pour le tissu conjonctif (*C. R. Ac. Sci.* T. CXL, pp. 1606-1608).

1817. — Cuvier (G.). Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Mémoire sur les Céphalopodes et leur anatomie, pp. 1-54. (*Paris, Déterville*).

1817 *a*. — Cuvier (G.). Le règne animal distribué d'après son organisation : les Céphalopodes (T. II, pp. 359-377. *Paris, Déterville*).

1905. — Delamarre (G.). Note sur le tétrachrome. (*C. R. Soc. Biol.* 57e Année. T. 1, pp. 828-829).

1896. — Faussek (V.). Zur Cephalopodenentwicklung (*Zool. Anzeig.* Bd. XIX, pp. 496-500).

1901. — Faussek (V.). Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden (*Mt. Stat. Neapel.* Bd. XIV, pp. 83-237 Taf. VI-X).

1835-1848. — Férussac (A.-F. de) et A. d'Orbigny. Histoire naturelle générale et particulière des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles (*Paris. Lacour*).

1878. — Frédéricq (L.). Recherches sur la physiologie du Poulpe commun. (*Arch. Zool. Exp.* T. VIII [1], pp. 535-583).

1834. — Garner (R.). On the nervous system of Molluscous animals (*Tr. Linn. Soc. London*) Vol. XVII, pp. 485-501, pl. XXIV-XXVII).

1883. — Girod (P.). Recherches sur la peau des Céphalopodes (*Arch. Zool. Exp.* Vol. I [2] pp. 225-266, pl. XIV).

1884. — Girod (P.). Recherches sur la peau des Céphalopodes : la ventouse (*Arch. Zool. Exp.* Vol. II [2], pp. 379-401, pl. XX).

1827. — Grant (R.-E.). On the structure and characters of *Octopus ventricosus* Gr. (*Sepia octopodia* Pennant) a rare species of *Octopus* from the Firth of Forth (*The Edinburgh new philosophical Journal* (Oct. 1826-mai 1827), pp. 309-317).

1833. — Grant (R.-E.). On the anatomy of the *Sepiola vulgaris* Leach and account of a new species (*Sep. stenodactyla* Grant from the coast of Nauritius (*Tr. Zool. Soc. London*, Vol. I, pp. 77-86, pl. vi (1835).

1874. — Grenacher (H.). Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, zugleich ein Beitrag zur Morphologie der hoheren Mollusken (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. xxiv, pp. 419-498, pl. xxxix).

1886. — Grobben (C.). Zur Kenntniss der Morphologie und der Verwandtschaftverhaltnisse der Cephalopoden (*Arb. Inst. Wien*, Bd. vii, pp. 61-82).

1852. — Hancock (A.). On the nervous system of *Ommastrephes todarus* (*Ann. Nat. Hist.* Vol. X, [2] pp. 1-14, pl. i-ii).

1851. — Hessling (von). Histologische Beitrage zur Lehre von der Harnabsonderung.

1853. — Huxley (T.-H.). On the morphology of the Cephalous mollusca, as illustrated by the Anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda collected during the voyage of H. M. S. Rattleshake in 1846-1850, pp. 29-65. pl. ii-iv.).

1902. — Ijima (I.) et S. Ikeda. Notes on a specimen of *Amphitretus pelagicus* obtained in the Sagami Sea (*Annot. Zool. Japon.* Vol. IV, pp. 85-101, pl. ii).

1904.. — Jammes (L.). Zoologie pratique basée sur la dissection des animaux les plus répandus : Mollusques céphalopodes, pp. 64-295, fig. 153-171. *Paris, Masson et Cie*).

1889. — Jatta (G.). La innervazione delle braccia dei Cefalopodi (*Boll. Soc. Napoli*, Vol. III, pp. 129-132).

1896. — Jatta (G.). I. Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli (Sistematica) (*Fauna. Stat. Neapel.* Vol. XXIII, pp. 268, pl. i-xxxi).

1877. — Jhering (H. von). Vergleichende anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken, pp. 290, 8 pl. *Leipzig*).

1892. — Joubin (L.). Recherches sur la coloration des téguments chez les Céphalopodes (*Arch. Zool. Exp.* Vol. X [2] pp. 277-330, pl. x-xii).

1893. — Joubin (L.). Quelques organes colorés de la peau chez deux organes colorés du genre *Chiroteuthis* (*Mém. Soc. Zool. France*, T. vi, pp. 331-343, fig. 1-12).

1895. — Joubin (L.). Note sur divers fragments d'un Céphalopode (*Alloposus mollis* Verill (*Bull. Soc. Zool., France*, T. xx, pp. 94-95).

1895 *a*. — Joubin (L.). Contribution à l'étude des Céphalopodes de l'Atlantique nord (*Rés. Camp. Sc. Albert Ier*, T. ix, pp. 64, pl. 6, *Monaco*).

1896. — Joubin (L.). Observations sur divers Céphalopodes. Première note : *Abraliopsis Pfefferi* Joubin (*Bull. Soc. Sci. Med., Ouest. France*, T. v, pp. 19-35).

1900. — Joubin (L.). La Seiche officinale (*Sepia officinalis* Lin.) (*Zoologie descriptive. Anatomie. histologie et dissection des formes typiques d'invertébrés.* Vol. II, Chap. xxxiii, pp. 508-589, fig. 551-608. *Paris, O. Doin*).

1900 *a*. — Joubin (L.). Céphalopodes provenant des campagnes de la «Princesse Alice» (*Rés. Camp. Sc. Albert Ier*, T. xviii, p. 135, 15 pl. *Monaco*).

1905. — Joubin (L.). Note sur les organes photogènes de l'œil de *Leachia cyclura* Les. (*Bull. Mus. Océan. Monaco*, n° 33).

1905 *a*. — Joubin (L.). Description des deux Elédones provenant de l'expédition du Dr Charcot dans l'Antarctique (*Mém. Soc. Zool. France*, T. xviii, pp. 22-31, pl. iii).

1906. — Joubin (L.). Céphalopodes de l'Expédition antarctique française (1903-1905) commandée par le docteur Jean Charcot. Expédition Antarctique française. Mollusques. 12 p. 1 pl.

1874. — Keller (C.). Struktur der Haut der Cephalopoden. (*Zeitschr. fur die gesammten naturwissenschaften*, Bd. x, pp. 385-387).

1892. — Knoll (Ph.). Uber protoplasmaarme und protoplasmareiche muskulatur (*Denkschr. Akad. Wien. Math. Nat. Cl.* Bd. lviii, pp. 633-700, Taf. ix).

1892 *a*. — Knoll (P.). Zur Lehre von dem doppelt schraggestreiften Muskelfasern (*Sitz. Ber. Akad. Wien.* Bd. ci, pp. 498-514, 2 Taf.).

1844 — Kölliker (A.). Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, 176 p. 6 pl. *Meyer* und *Zeller, Zurich*).

1845. — Kölliker (A.). Memoir on the Hectocotyles of *Tremoctopus violaceus* and *Argonauta argo* (*Ann. Nat. Hist.* Vol. xvi, pp. 414-451).

1849 — Kölliker (A.). *Hectocotylus argonautæ* und *Hectocotylus tremoctopodis*. Die Mannchen von *Argonauta argo* und *Tremoctopus violaceus* (*Bericht von der. Kon. Anst. zu Würzburg*, pp. 67, (Taf. i-ii).

1858. — Kölliker (A.). Untersuchungen zur vergleichenden geweblehre, angestellt in Nizza im Herbste 1856 (*Verh. Gesell. Würzburg*, Bd. vii, pp. 1-128. Taf. i-iii).

1846. — Lebert (H.) et Ch. Robin. Kurze Notiz über allgemeine vergleichende Anatomie niederer Thiere (*Arch. Anat. und Phys. und wiss. Medicin*, pp. 120-137).

1854. — Leydig (F.). Kleinere Mittheilungen zur thierischen Geweblehre (*Arch. Anat. und Phys. und wiss. Medicin.*, pp. 296-348, Taf. xii-xiii).

1898. — Loisel (G.). Contribution à l'histophysiologie des Eponges (*Journ.. Anat. Phys.*, T. xxxi, pp. 1-43 et 187-234, 2 pl.).

1836. — Lichtenstein. Einige wahrnehmungen an lebenden Cephalopoden (*Arch. natur.* Jahrg. ii, pp. 120-127).

1848. — Loven. Bidrag til Morphologie und die utvecklingen af Mollusca Acephala lamellebranchia (*K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, pp. 100. Taf. 104).

1905. — Marceau (F.). Recherches sur la structure du cœur chez les Mollusques, suivies d'une étude spéciale des cœurs branchiaux et de leurs appendices glandulaires chez les Céphalopodes (*Arch. Anat. Micr.*, T. vii, pp. 495-588, pl. xx-xxvi).

1860. — Margo (T.). Über die Muskelfasern der Mollusken (*S. B. Ak. Wien*, Bd. xxxix, pp. 559-588. Taf. i-ii).

1845. — Milne-Edwards (H.) et A. Valenciennes. Nouvelles observations sur la constitution de l'appareil circulatoire chez les Mollusques. *C. R Acad. Sci.* Paris, T. xx, pp. 750-752).

1785. — Monro (A.). The Structure and Physiology of Fishes, explained and compared with those of man and other animals (*Ch. Elliot, Edinburgh*).

1905. — Moreno (J. Madrid). Las terminaciones nerviosas en las ventosas de algunos Cefalopodos (*Rev. Real. Acad. di Ciencias exactas, fis. y nat. de Madrid*, T. iii, pp. 257-268, pl. i-ii).

1906. — Moreno (J. Madrid). Las terminaciones nerviosas sensitivas en las ventosas del pulpo comun (*Rev. Real. Acad. de Ciencias exactas, fis. y nat. de Madrid.* T. iv, pp. 99-102, fig. 1 et 2).

1853. — Müller (H.). Bau der Cephalopoden. (Bericht über eïnige im Herbste 1852 in Messina angestellte vergleichend anatomische Untersuchungen von C. Gegenbaur, A. Kolliker und H. Müller (*Zeitschr. Wiss. Zool.* Bd. iv, pp. 337-358).

1747. — Needham (T.). Nouvelles découvertes faites avec le microscope. Pp. 67, pl. 4 (*Leyde, Elie Luzac*).

1885. — Niemiec (J.). Recherches sur les ventouses dans le règne animal (*Rec. Zool. Suisse*, vol. II. [1], pp. 1-147, pl. I-V).

1835-36. — Owen (R.). Article Cephalopoda, in Tood (R.-B.) : (The Cyclopedia of Anatomy and Physiology, vol. I, pp. 517-562).

1843. — Owen (R.). Lectures of the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals (*London*).

1880. — Owen (R.). Description of some new and rare Cephalopods (*Tr. Zool. Soc. London*, IIe partie, pp. 131-170, pl. XXIII-XXV).

1867. — Owsjannikow (P.) et A. Kowalewsky. Über das central Nervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden (*Mém. Ac. Saint-Pétersb.* Tom. XI, n° 3, pp. 1-36. Tab. I-V).

1888. — Pelseneer (P.). Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. (*Arch. Biol.* Tome VIII, pp. 723-756, pl. XXXVII-XXXVIII).

1897. — Pelseneer (P.). Mollusques Céphalopodes. Traité de Zoologie publié sous la direction de R. Blanchard. Fasc. XVI, pp. 146-174 (*Paris, Rueff et Cie*).

1867. — Pelvet. De l'influence du système nerveux sur les changements de la peau et les mouvements des ventouses chez le Poulpe. (*C. R. Soc. Biol.*, pp. 61-66).

1826. — Poli (X.-J.). Testacea utriusque siciliœ eorumque historiæ et anatome tabulis œneis illustrata, T. III. pp. 1-35, pl. XL-XLIII).

1837. — Rang. Documents pour servir à l'histoire des Céphalopodes cryptodibranches. (*Mag. Zool. de Guérin-Meneville*, Cl. V, pp. 86-101).

1892. — Ray Lankester. Article Mollusca, in Encyclopedia Britannia, 9e édit., T. XVI, pp. 632-695).

1784. — Schneider (J.-G.). Die Cephalopoden des Aristoteles, in : *Sammlung vermischter Abhandlungen zur Aufklarung der Zoologie und der Handlungsgeschichte*, pp. 7-134, *Berlin*).

1849. — Siebold (C.-T. de) et H. Stannius. Nouveau manuel d'Anatomie comparée. T. I, pp. 356-405, *Paris, Roret*).

1738. — Swammerdam (J.). Mantissa anatome Sepiæ maris. Biblia naturæ. Vol. II, pp. 876-902, pl. L-LII (*Leiden*).

1800. — Tilesius (W.-G.). Zergliederung des Tintenwurmes (*Sepia officinalis* Lin.) (*Insenflamm Beit. Zerglied*, I, pp. 72-136).

1800*a*. — Tilesius (W.-G.). Ueber Gehirn und Nervensystem des Tintenwurmes (*Sepia officinalis* Lin.) welchem die Be-

schreibung und Abbildung des Gehororgans bei den Tintenwurm und Seepolypen von Scarpa als ein neurographisches Bruchstück zum grunde gelegt ist. (*Insenflamm Beit. Zerglied.* I, pp. 204-262).

1868. — Trinchese. Memoria sulla struttura del sistema nervosa dei Cefalopodi (*Mem. Soc. Ital.* T. I, P^ie^. 2, pp. 135-164. *Modena*).

1893. — Uexküll (J. von). Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata* II. Die Reflexe des Armes (*Zeitschr. Biol.*, Bd. xxx, pp. 179-164).

1895. — Uexküll (J. von). Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata* IV. Zur analyse der Functionen des Centralnervensystems (*Zeitschr. Biol.* Bd. xxxi, pp. 584-609 Tf. vii-viii).

1874. — Ussow (M.). Zoologisch embryologische Untersuchungen. Die Kopffüssler (*Arch. Naturg. Jahrang*, 40. Bd. i, pp. 329-372).

1879. — Ussow (M.). Beobachtungen über die Entwicklung der Cephalopoden (en russe, avec traduction allemande de Stieda), (*Nachr. v. d. k. Gesellsch. der Fr. der naturw. Anthr. u. Ethn. zu Moskau*).

1881. — Ussow (M.). Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden (*Arch. Biol.* T. ii, pp. 553-665).

1851. — Verany (J.-B.). Mollusques méditerranéens. Ire partie : Céphalopodes de la Méditerranée (*Gênes*).

1852. — Verany (J.-B.) et C. Vogt. Mémoire sur les hectocotyles et les mâles de quelques Céphalopodes (*Ann. Sci. Nat.* [3] Vol., xvii, pp. 147-188, pl. vi-ix).

1888. — Vialetton (L.). Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche (*Sepia officinalis*). (*Ann. Sci. Nat. Zool.* [3], vol. vi, pp. 165-280, pl. vii-xiv).

1841. — Wagner (R.). Über die merkwürdige Bewegung der Farbenzellen (Cromatophoren), der Cephalopoden und eine neue Reiche von Bewegungsphœnomenen in den organichen Natur (*Arch. Naturg. Jahrg.* vii, p. 185).

1898. — Willem (V). Résumé de nos connaissances sur la physiologie des Céphalopodes (*Bull. Sc. France. Belgique*, vol. x, (4) pp. 31-54).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

FIG. 1. Coupe transversale du système nerveux axial du bras d'*Octopus vulgaris*. Fixation au liquide de Flemming. Coloration Rouge Magenta-picrocarmin d'indigo. × 130.

cc, région corticale ; *cm*, région médullaire ; *M*, zones myéliniques ; *v*, système veineux ; *a*, artère brachiale ; *c*, tissu conjonctif périnerveux ; *tc*, tissu conjonctif intra-nerveux ; μ, partie centrale de la musculature brachiale intrinsèque; *N*, nerfs.

FIG. 2. Coupe transversale du bras d'*Octopus vulgaris*, intéressant la ventouse. Fixation au liquide de Flemming. Coloration Rouge Magenta-picrocarmin d'indigo. × 130.

tcp, tissu conjonctif périnerveux ; *tra*, musculature transversale du bras ; tr_1, tr_2, trabécules musculaires transversaux ; *li*, musculature longitudinale interne ; *lc*, musculature longitudinale latérale centrale ; *lp*, musculature longitudinale latérale périphérique ; o_2, musculature oblique médiane ; o_3, musculature oblique périphérique ; *C*, gaîne résistante de tissu conjonctif ; *h*, musculature extrabrachiale ; *mab*, ensemble de la musculature acétabulo-brachiale ; *ma*, musculature annulaire extrinsèque.

A, acetabulum ; I, infundibulum ; *C'*, gaîne conjonctive de la cupule ; *SP*, sphincter principal ; *Si*, sphincters infundibulaires ; *sa*, sphincters acétabulaires ; *Rp*, repli marginal ; *fi*, musculature radiaire infundibulaire ; *fa*, musculature radiaire acétabulaire ; *mm*, musculature méridienne ; *m*, musculature marginale ; *msi*, musculature radiaire sous-infundibulaire ; *tcd*, tissu conjonctif dermique.

FIG. 3. Région de la musculature brachiale intrinsèque dans le voisinage d'une extrémité de la musculature longitudinale externe. Même fixation, même coloration. × 130.

le, musculature longitudinale externe ; *lc*, musculature longitudinale latérale centrale ; *lp*, musculature longitudinale latérale périphérique ; tr_1, tr_1, tr_2, tr_2', muscles trabéculaires transversaux ; o_2 musculature oblique médiane ; o_3, musculature oblique périphérique ; *tra*, muscles transversaux ; *C*, gaîne conjonctive ; *E*, couche musculaire externe.

FIG. 4. Portion de la musculature longitudinale externe d'*Octopus vulgaris*. Même fixation; même coloration × 250.

tcp, tissu conjonctif périnerveux ; *tra*, musculature transversale ; *tr*, trabécules musculaires dont les fibres s'écartent dans la musculature transversale ; *le*, muscles longitudinaux externes ; *tc*, tissu conjonctif.

FIG. 5. Portion de la région latérale de la musculature extrinsèque du bras d'*Octopus vulgaris*. Même fixation; même coloration. × 250.

t, musculature transversale; o_1, o_2, o_3, couches musculaires obliques centrale, médiane et périphérique ; *lc*, *lp*, muscles longitudinaux latéraux centraux et périphériques ; tr_2, tr'_2, trabécules musculaires transversaux ; *C*, gaine conjonctive ; *mab*, musculature acétabulo-brachiale.

FIG. 6. Masse nerveuse sous-acétabulaire d'*Octopus vulgaris*. Même fixation, même coloration. × 250.

c, gaine conjonctive ; *h* musculature extrabrachiale (région supérieure); *rb*, région brachiale ; *ra*, région acétabulaire ; *clc*, cloison conjonctive ; *n*, nerfs innervant la musculature acétabulo-brachiale.

FIG. 7. Cellules nerveuses isolées de la région corticale de l'axe nerveux d'*Octopus vulgaris*. Même fixation, même coloration. × 250.

N, noyau ; *Ch*, corpuscules chromophiles.

PLANCHE II

FIG. 8. Epithélium cutané d'*Octopus vulgaris*. Même fixation, même coloration. × 200.

cm, cellules muqueuses ; *c*, cuticule ; *tcd*, tissu conjonctif dermique.

FIG. 9. Différentes formes de cellules de l'épithélium cutané d'*Octopus vulgaris*. Même fixation, même coloration. × 250.

FIG. 10. Cellules de l'épithélium infundibulaire de la ventouse d'*Octopus vulgaris*. Même fixation, même coloration. × 200.

FIG. 11. Cuticule isolée de l'épithélium cutané d'*Octopus vulgaris*. × 200.

FIG. 12. Coupe du repli annulaire marginal sus-infundibulaire de la ventouse d'*Octopus vulgaris*. × 200.

FIG. 13, 14, 15. Epiderme de *Sepiola Rondeletti*. × 200.

FIG. 16. Epithélium cutané de la base du pédoncule d'une ventouse du bras sessile de *Sepiola Rondeletti*. Fixation à la solution de Bouin, coloration à l'hématoxyline d'Ehrlich et la picrofuchsine acide). × 200.

cm, cellules muqueuses ; *ted*, tissu conjonctif dermique.

FIG. 17. Epithélium pédonculaire de la ventouse de *Sepiola Rondeletti*. Même fixation, même coloration. × 200.

FIG. 18. Epithélium cutané du bras de *Sepiola Rondeletti*, montrant un élément sensoriel. (Même fixation, même coloration). × 275.

FIG. 19. Invagination centrale de la ventouse du bras sessile de *Sepia officinalis*. (Même fixation, même coloration). × 130.

ep, épithélium ; *c*, gaine conjonctive ; *mr i*, muscles radiaires acétabulaires ; *tc*, tissu conjonctif ; *ra*, région acétabulaire nerveuse.

FIG. 20. Portion de bras disséqué d'*Octopus vulgaris*, montrant l'arrangement de la musculature acétabulo-brachiale. Grandeur naturelle.

fa, faisceau antérieur ; *fi*, faisceau interne ; *fp*, faisceau postérieur.

FIG. 21. Dissection de la musculature interbrachiale d'*Octopus vulgaris* vue du côté externe. Grandeur naturelle.

bb, lignes d'insertion des muscles interbrachiaux ; *t*, musculature interbrachiale transversale ; *l*, musculature interbrachiale longitudinale ; *B*, 1er bras droit mis à nu ; *H*, hectocotyle ; *g*, gouttière hectocotylaire.

PLANCHE III

FIG. 22. Portion de bras disséqué d'*Octopus vulgaris*, montrant l'arrangement de la musculature externe acétabulo-brachiale et la musculature interbrachiale. Grandeur naturelle.

fe$_3$, faisceau acétabulo-brachial externe ; *fe*$_1$, même faisceau appartenant à une ventouse contiguë ; *mit*, musculature interbrachiale transversale ; *mil*, musculature interbrachiale longitudinale.

FIG. 23. Coupe transversale de l'infundibulum de *Sepiola Rondeletti*. Bouin. Hémaxatoxyline ferrique de Heidenhain, picrofuchsine acide. L'anneau corné a été simplement schématisé. × 150.

ce, épithélium infundibulaire externe ; *ci*, épithélium infundibulaire interne ; *tc*, tissu conjonctif dermique ; *v*, vaisseau ; *fi*, fibres musculaires infundibulaires ; *SP*, sphincter principal.

FIG. 24. Structure du plancher de la cavité acétabulaire de la ventouse de *Sepiola Rondeletti*. Bouin. Hématoxyline ferrique, picrofuchsine acide. × 150.

SP, sphincter principal ; *trc*, trabécules conjonctifs ; *fa*, fibres radiaires acétabulaires ; *mm*, muscles méridiens ; *N*, nerf pédonculaire ; *mh*, musculature à fibres curvilignes du pédoncule ; *epf*, épithélium du fond de la ventouse ; *C*, capsule conjonctive de la ventouse.

FIG. 25. Eléments du tissu conjonctif cutané d'*Octopus vulgaris*. Bouin. Hématoxyline d'Heidenhain, picrofuchsine acide. × 1000.

h, hyaloplasme fondamental ; *f*, fibres collagènes ; *cj*, cellules conjonctives ; *l*, amœbocytes.

FIG. 26. Coupe transversale de la ventouse d'*Alloposus mollis*. × 6.

FIG. 27. Fragments de bras d'*Eledone moschata* après fixation à la liqueur de Bouin, montrant la disposition alternante des ventouses. Grandeur naturelle.

FIG. 28. *Octopus vulgaris*. Echantillon jeune conservé dans le formol à 3 % et montrant le mode d'enroulement des bras. Grandeur naturelle.

1 *g*, 2 *g*, 3 *g*, 4 *g*, bras du groupe gauche avec l'enroulement typique.

FIG. 29. Coupe transversale d'une lame marginale du bras tentaculaire de *Sepia officinalis* Lin. Bouin. Hémalun de Mayer, picrofuchsine acide. × 150.

tc, tissu conjonctif ; *m*, muscles longitudinaux ; *mt*, muscles transversaux ; *bm*, bande musculaire transversale ; *p*, peau ; *ep*, épithélium cutané.

PLANCHE IV

FIG. 30. Coupe transversale du bras sessile de *Sepiola Rondeletti*. Flemming. Rouge Magenta. Picrocarmin d'indigo. L'anneau corné a été schématisé. × 75.

N, système nerveux axial ; *tcp*, tissu conjonctif perinerveux ; *tra*, muscles transversaux ; *l*, l_1, l_2 muscles longitudinaux ; o_1, o_2, couches de fibres musculaires obliques ; *C*, gaîne conjonctive de la musculature intrinsèque du bras ; *L*, musculature extrabrachiale ; *p*, *p'*, points d'origine des muscles pédonculaires ; *l*, muscles pédonculaires s'insérant extérieurement par rapport aux deux rangées de ventouses ; *l'* muscles pédonculaires s'insérant intérieurement par rapport aux deux rangées de ventouses ; *n*, nerf pédonculaire ; *SP*, sphincter principal ; *fi*, fibres infundibulaires ; *fa*, fibres acétabulaires. *trc*, tractus conjonctifs du sphincter principal ; *sa*, sphincters acétabulaires ; *cni*, cordon nerveux intramusculaires.

FIG. 31. Coupe transversale du bras de *Leachia cyclura*. Bouin. Carmin chlorhydrique de Mayer et Picrocarmin d'indigo. × 75.

N, système nerveux axial ; *tcp*, tissu conjonctif périnerveux ; *m*, musculature longitudinale intrinsèque du bras ; *c*, gaîne conjonctive ; *tcd*, tissu conjonctif dermique ; *V*, ventouse ; *lm*, lames marginales ; *msa*, masse sous-acétabulaire ; *cni*, cordons nerveux intramusculaires.

FIG. 32. Coupe transversale du tentacule de *Sepiola Rondeletti*. Bouin. Carmin chlorhydrique de Mayer. Picrocarmin d'indigo. × 75.

N, axe nerveux brachial ; *tcp*, tissu conjonctif périnerveux ; *l*, faisceaux de muscles longitudinaux ; *mt*, muscles transversaux ; *o*, muscles obliques ; *tcd*, derme ; *ep*, épiderme ; *cni*, cordons nerveux intramusculaires.

FIG. 33. Coupe transversale des fibres longitudinales de la musculature du tentacule de *Loligo media*. Flemming. Rouge Magenta. Picrocarmin d'indigo. × 1000.

FIG. 34. Fibres striées de la musculature transversale du tentacule de *Loligo media*. Flemming Rouge Magenta. Picrocarmin d'indigo. × 1000.

FIG. 35. Coupe transversale de l'axe nerveux tentaculaire de *Sepia officinalis*. Bouin. Carmin chlorhydrique de Mayer. Picrocarmin d'indigo. × 770.

rm région médullaire ; *my*, régions myéliniques ; *zc*, région corticale ; *a*, artère tentaculaire ; *tcp*, tissu conjonctif périnerveux ; *mt*, bord central de la musculature transversale.

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Géologie. — Données acquises sur l'organisation des principaux types de Céphalopodes fossiles.

Botanique. — Les Diatomées en général; leur rôle dans la constitution du Plankton.

Vu et approuvé :

Paris, le 10 avril 1907.

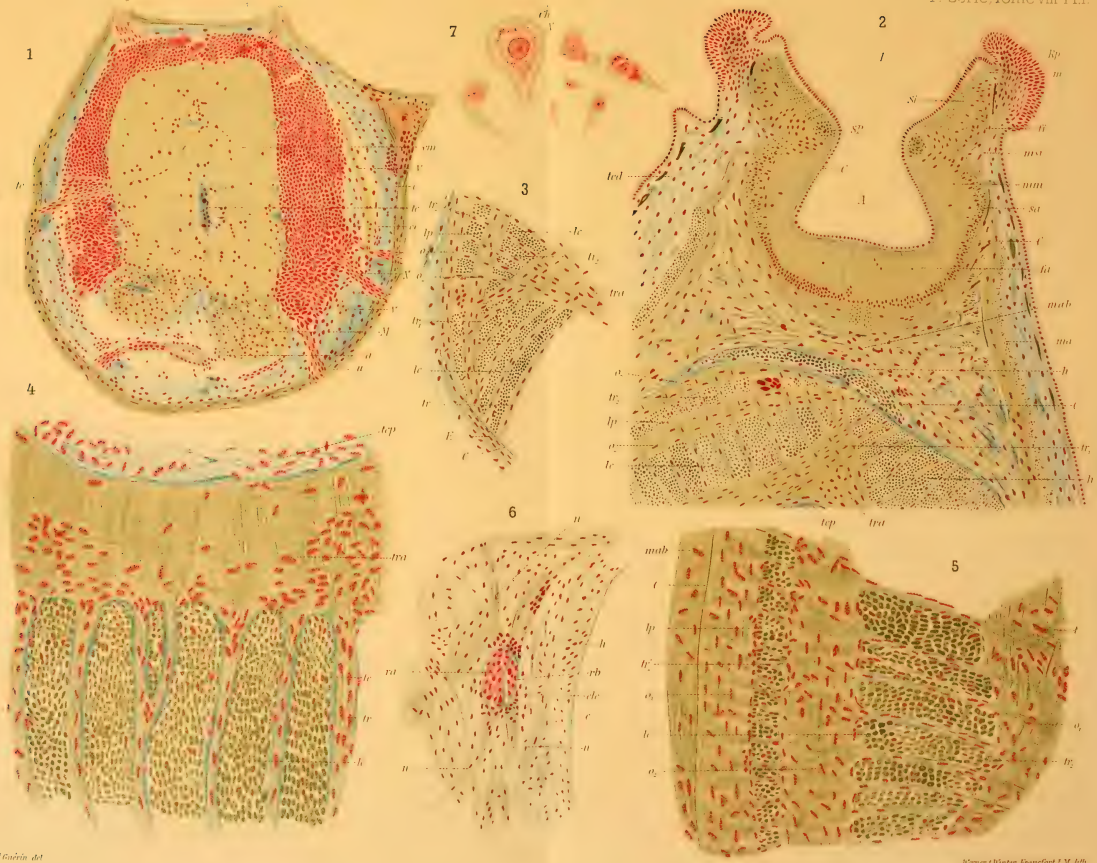
LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

PAUL APPELL.

Vu et permis d'imprimer :

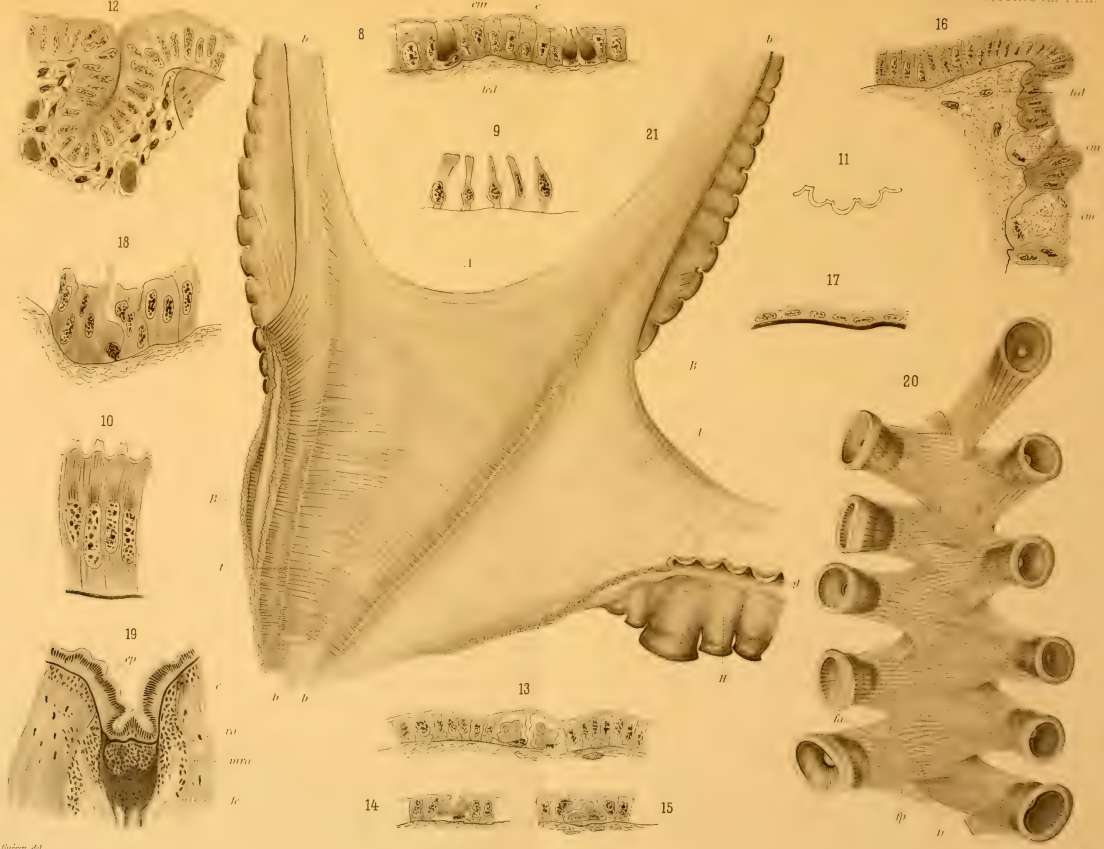
LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

L. LIARD.



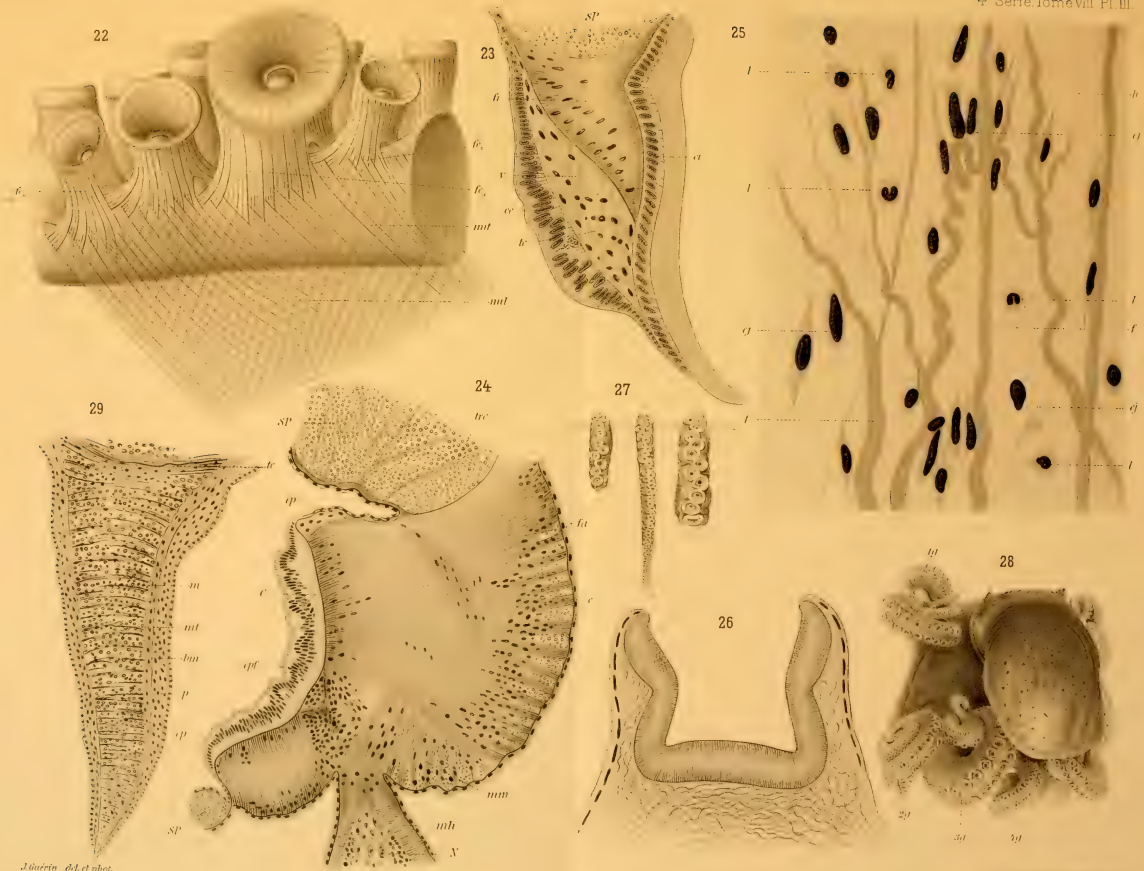
BRAS DES CÉPHALOPODES

Librairie C. Reinwald.



BRAS DES CEPHALOPODES

Librairie C. Reinwald.

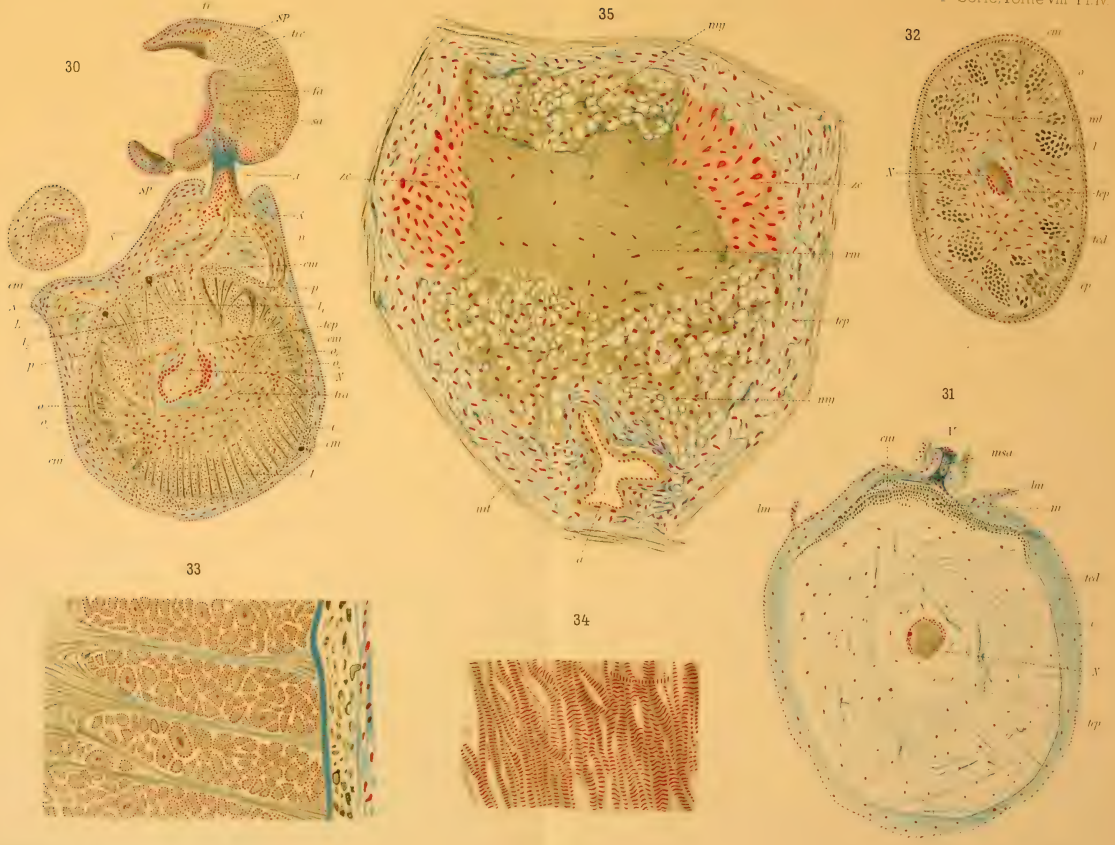


J. Guérin del. et phot.

Werner & Winter Frankfurt a/M. lith.

BRAS DES CÉPHALOPODES

Librairie C. Reinwald



BRAS DES CEPHALOPODES

Librairie C. Reinwald

Acme
Bookbinding Co., Inc.
100 Cambridge St.
Charlestown, MA 02129

3 2044 072 235 989